
22501279318

STUDIEN

ZUR

BLÄTTERTHEORIE

VON

DR. O. HERTWIG UND DR. R. HERTWIG,
PROFESSOREN AN DER UNIVERSITÄT JENA.

HEFT IV.

DIE COELOMTHEORIE.

VERSUCH EINER ERKLÄRUNG DES MITTLEREN KEIMBLATTES.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
VORMALS FRIEDR. MAUKE.
1881.

DIE

COELOMTHEORIE.

VERSUCH EINER ERKLÄRUNG DES MITTLEREN KEIMBLATTES

VON

Dr. OSCAR HERTWIG UND **Dr. RICHARD HERTWIG,**
A. O. PROFESSOREN AN DER UNIVERSITÄT JENA.

MIT 3 TAFELN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
VORMALS FRIEDR. MAUKE.
1881.

Inhalt.

Einleitung.

Das Problem der Mesodermbildung.

Wenn die vergleichende Entwicklungsgeschichte das reichliche, aus zahllosen Einzeluntersuchungen ihr zuströmende Material wissenschaftlich verwerthen soll, so muss sie einer doppelten Aufgabe genügen. Wie ihre Schwesterwissenschaft, die vergleichende Anatomie, für die ausgebildeten Thiere, so hat sie für die Keime die morphologisch gleichwerthigen Theile festzustellen, indem sie ihre gegenseitigen Lagebeziehungen und die Art ihres Zusammenhangs untersucht, und hat aus den so gewonnenen Erfahrungen über das verwandtschaftliche Verhältniss der Thierformen Klarheit zu verbreiten.

Zweitens hat die vergleichende Entwicklungsgeschichte aber auch die Processe der Entwicklung zum Gegenstand ihrer Beurtheilung zu machen; sie soll uns in das Wesen dieser Processe einen Einblick gewähren und uns verstehen lehren, wie es kommt, dass die Eizelle sich zum Zellenhaufen, der Zellenhaufen sich zum zweischichtigen Keim u. s. w. verwandelt.

Nach beiden Richtungen hin hat Haeckel's Gastraeatheorie (162) die vergleichende Entwicklungsgeschichte ganz ausserordentlich gefördert, indem sie uns für den zweiblättrigen Zustand des Keimes volles Verständniss errang. Die schon durch zahlreiche andere Forscher angebahnte Auffassung von der Homologie der primären Keimblätter wurde durch sie scharf und präcis formulirt und so eine feste Grenzscheide zwischen den Protozoen und Metazoen errichtet. Ferner ergab sich von selbst eine Erklärung für die allgemeine Verbreitung und das Wesen des inneren Keimblattes, indem dasselbe mit der ersten Entstehung des Darmkanales im Thierreich in Zusammenhang gebracht wurde.

Entwicklungsgeschichtliche Forschungen, welche im Anschluss an die Gastraeatheorie die übrigen Stadien der Thierentwicklung auf demselben Wege erklären wollen, werden naturgemäss von der Frage auszugehen haben, in welcher Weise entwickelt sich der zweiblättrige Keim zu höherer Organisation. Da dies im Allgemeinen durch die Ausbildung weiterer Zellenschichten, welche zwischen Ektoblast und Entoblast mitten inne gelegen sind, geschieht, so heisst das mit andern Worten: wie entstehen dieselben, sind sie in der ganzen Thierreihe homolog, welcher Art sind die Processe, denen sie ihr Dasein verdanken.

Das sind die Fragen, die uns schon in früheren Arbeiten und weiter auch im letzten Jahre beschäftigten, und zu deren Beantwortung wir in dem vorliegenden Essay einen neuen Beitrag liefern wollen. Zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen werden wir die Coelenteraten nehmen und von ihnen aus zu den höheren Thierstämmen emporsteigen.

Um in die Processe, welche den Aufbau der Organismen bedingen, einen Einblick zu gewinnen, wird man immer gut thuen da zu beginnen, wo sie in ihrem ersten Auftreten und in ihrer ursprünglichen Einfachheit zu beobachten sind, wo sie sich, man möchte fast sagen, vor den Augen des Beobachters abspielen. Hier wird sich uns ihr Wesen viel klarer offenbaren als in den Fällen, wo sich weitere Erscheinungen hinzugesellt und auf den ursprünglichen Verlauf modificirend eingewirkt haben. Das erstere ist unter allen Thieren allein bei den Coelenteraten der Fall. In der Mehrzahl zweischichtig enthalten diese Thiere auch Formen, bei welchen eine dritte Körperschicht, ein Mesoderm, zur Ausbildung gelangt, und sie lassen uns sehr deutlich erkennen, wie sich das letztere anlegt.

Bei den Coelenteraten haben wir nun in unseren früheren Untersuchungen (2—5) zwei durchaus verschiedene Processe unterscheiden können, durch welche sich ein zweiblättriges Thier höher differenzirt; dem einen Process begegneten wir bei den Hydromedusen, Acalephen und Actinien, dem anderen Process dagegen unter allen Coelenteraten allein bei den Ctenophoren.

In der ersten Abtheilung vollzieht sich die Differenzirung der zweiblättrigen Gastrula kurzweg in folgender Weise: Zwischen den beiden Bildungsschichten des Körpers, dem Ektoblast und Entoblast, entwickelt sich eine bald festere bald weichere Stützsubstanz, die von den angrenzenden Epithelschichten ausgeschieden worden ist und in einigen Abtheilungen zellenfrei bleibt, in anderen da-

gegen mit zahlreichen Zellen versehen wird, welche entweder aus dem Ektoblast oder aus dem Entoblast in sie hineinwandern. Dadurch wird die ursprünglich von epithelialen Lagen ausgeschiedene Stützsubstanz zu einem besonderen selbständig wachsenden und selbständig sich ernährenden Gewebe, für welches Hensen (164) den Namen Sekretgewebe eingeführt hat und welches wir im Folgenden als Mesenchym bezeichnen wollen.

Das Mesenchym behält bei den Hydromedusen, Acalephen und Actinien seinen ursprünglichen Charakter unverändert bei und betheiligt sich nicht an der Hervorbringung anderer Gewebsformen. Es sind allein die epithelialen Begrenzungsschichten, aus welchen sich die für die höhere Entwicklung des Organismus so überaus wichtigen Elemente, die Muskel-, Nerven- und Sinneszellen differenziren. In allen den Fällen, wo wir Muskel- und Nervengewebe losgelöst vom Oberflächenepithel antreffen, ist dasselbe erst secundär entweder vom Ektoderm oder vom Entoderm, seiner Ursprungsstätte, in Folge von Einfaltungs- und Abschnürungsprocessen in das Mesenchym übergetreten.

Wie ganz anders verläuft der histologische Differenzirungsprocess bei den beiden Keimblättern der Ctenophoren, welche unsere zweite Abtheilung ausmachen. Zunächst sind die Ausgangsstadien dieselben, indem sich ein Mesenchym entwickelt. Zwischen Ektoblast und Entoblast wird eine structurlose Gallerte ausgeschieden und in dieselbe wandern, wie uns Kowalevsky (6) in seiner Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen beschreibt, schon frühzeitig Zellen des Ektoblasts hinein. Den amöboiden Mesenchymzellen kommt aber hier eine ganz andere histologische Bedeutung zu, da sie die verschiedensten Differenzirungen eingehen. Zum Theil behalten sie ihre ursprüngliche Function bei und bleiben Ernährungscentren der Gallerte, zum Theil bilden sie sich in Muskelfasern um, von welchen die Gallerte überall reichlich durchsetzt wird, zum Theil werden sie zu Nervenfasern und Nervenzellen, welche die mesodermale Muskulatur mit dem ektodermalen Nervenplexus in Verbindung bringen. Daneben geht dann noch das Ektoderm, wenn auch in geringerem Maasse, eine Umbildung zu specifischen Gewebsformen, wie Muskel-, Nerven-, Sinneszellen ein.

Wir resümiren also kurz den Unterschied zwischen der ersten und zweiten Abtheilung dahin: In der ersten Abtheilung sind alle Gewebe epithelialen Ursprungs, sie werden direct im Ektoblast und Entoblast erzeugt, wäh-

rend sich das Mesenchym histologisch indifferent verhält, in der zweiten Abtheilung dagegen betheiligt sich letzteres in hervorragender Weise am histologischen Differenzirungsprocess und liefert Muskel- und Nervengewebe.

An diesen Satz knüpfen wir gleich noch einen zweiten an:

Die epitheliale und die mesenchymatöse Entstehungsweise der Gewebe prägen sich auch in ihrer feineren Structur aus. Am schönsten zeigt sich dies bei den Coelenteraten am Muskelgewebe. Aus den Mesenchymzellen der Ctenophoren entstehen lange Muskelfaserzellen, die gewöhnlich an beiden Enden durch wiederholte dichotome Theilung in viele feine Ausläufer übergehen und in einer contractilen Rindenschicht eine körnige protoplasmatische Marksubstanz mit vielen Kernen einschliessen (Taf. III Fig. 4). Die Muskelfaserzellen sind auch da, wo sie vielkernig sind, auf eine einzige, ausserordentlich in die Länge gewachsene Bildungszelle zurückzuführen, und ihre Rindenschicht ist nicht in Fibrillen zerlegbar, wenn sie auch eine feine Längsstreifung ab und zu erkennen lässt. Die epithelialen Muskelzellen dagegen scheiden gewöhnlich die contractile Substanz nicht all- sondern einseitig an ihrer basalen Oberfläche in Form von glatten oder quergestreiften Fibrillen aus (Taf. III Fig. 19). Diesen haftet die Bildungssubstanz einseitig als Muskelkörperchen an. Auch in der Anordnung sind Verschiedenheiten zu bemerken. Während die Muskelfaserzellen mehr isolirt und selbständig die Gallerte durchsetzen, sind die Muskelfibrillen zu Lamellen (Taf. III Fig. 5*f*) verbunden, in denen sie einen genau parallelen Verlauf einhalten. Aus der lamellösen Anordnung können durch fortschreitende Differenzirung zwei höhere Formen des Muskelgewebes hervorgehen, das Muskelblatt und das Muskelprimitivbündel, welche beide nicht mehr elementare, sondern zusammengesetzte Gebilde sind. Die Muskelblätter (Taf. III Fig. 6*B*) werden durch Einfaltung einer Lamelle von Muskelfibrillen, die Muskelprimitivbündel (Taf. III Fig. 8*P*) aber dadurch erzeugt, dass eingefaltete Theile einer Lamelle sich abschnüren und vom Mesenchym (*w*) umhüllt werden. Obwohl so die Muskelprimitivbündel mit den contractilen Faserzellen die Lage theilen, sind sie doch leicht von ihnen zu unterscheiden. Denn jedes Bündel ist aus zahlreichen Zellen hervorgegangen und enthält zahlreiche Muskelfibrillen (*f*), welche als

ein Mantel die unter einander verschmolzenen axialen Bildungszellen (*mk*) umgeben.

Dadurch dass wir im Stamm der Coelenteraten bei der Umwandlung der Gastrula einen epithelialen und einen mesenchymatösen Typus haben nachweisen können, wird uns die Frage nahe gelegt, ob analoge Verhältnisse auch bei den übrigen Metazoen wiederkehren. Eine nähere Prüfung zeigt, dass solches in der That der Fall ist. Zwei recht typische Entwicklungsgeschichten höherer Thiere, welche wir zum Vergleich jetzt einander gegenüberstellen wollen, werden den unbefangenen Leser zu demselben Endergebniss führen. Wie unter den Coelenteraten die Actinien und Ctenophoren, so stehen in einem ähnlichen scharf ausgeprägten Gegensatz zu einander die Chaetognathen und die Mollusken, und dieser Gegensatz äussert sich nicht nur in ihrer Entwicklungsgeschichte und in dem histologischen Differenzirungsprocess, sondern nicht minder auch in ihrer fertigen Organisation und in der feineren Structur ihrer Gewebe. Bei den Bilaterien verbindet sich zugleich noch ein weiterer tiefgreifender Unterschied mit der verschieden erfolgenden histologischen Differenzirung der Gewebe, nämlich eine abweichende Bildung der Leibeshöhle, und dies ist dann wieder von der allergrössten Bedeutung, wie wir alsbald sehen werden, für den Aufbau der meisten übrigen Organsysteme.

Die Chaetognathen haben wir selbst (93) sehr eingehend auf ihre Entwicklung und ihren elementaren Bau untersucht in der Absicht, durch eigene Anschauung eine genaue Kenntniss von einem Organismus zu gewinnen, dessen Mesoderm durch das Auftreten einer Leibeshöhle eine höhere Stufe der morphologischen Ausbildung erlangt hat. Die Beobachtungsbedingungen sind ausserordentlich günstige, so dass die Processe, auf welche wir ein besonderes Gewicht legen, sich mit aller wünschenswerthen Sicherheit verfolgen lassen und daher auch fast von allen neueren Beobachtern in gleicher Weise dargestellt worden sind.

Die Chaetognathen sind ganz ausgesprochene Vertreter des epithelialen Entwicklungstypus der Gewebe. Es kommt bei ihnen so gut wie gar nicht zur Bildung eines Mesenchyms, da nach der Gastrulaeinstülpung sich die zwei primitiven Keimblätter fest aneinander legen. Erst sehr spät wird eine geringe Quantität einer structurlosen Gallerte an einem beschränkten Bezirk (Taf. I Fig. 3 *w*) (an der Basis der Flossen und an der Insertion der Kopfkappe) zwischen den Bildungsproducten des Ek-

toblasts und des Entoblasts ausgeschieden. Diese Gallerte ist von Anfang an und auch später ganz zellenfrei und kann daher keine weiteren geweblichen Metamorphosen erleiden. Alle Umbildungen gehen einzig und allein von epithelialen Lagen aus. Dies zeigt sich in der Entwicklung der Leibeshöhle, der Muskulatur, des Nervensystems und der Geschlechtsorgane.

Die Leibeshöhle legt sich alsbald nach erfolgter Gastrulaeinstülpung in der Weise an, dass sich der Entoblast in zwei Falten erhebt, welche vom Grund des Urdarms aus in diesen hineinwachsen und ihn in einen mittleren und zwei seitliche Räume scheiden. Der erstere wird zum Darmrohr, die beiden letzteren schnüren sich zu den zwei Hälften der Leibeshöhle ab. Dieselbe ist daher, wie Huxley (167) sich ausdrückt, ein Enterocoel. Die besondere Art ihrer Genese lässt sich auch beim ausgebildeten Thiere noch daran erkennen, dass sie von einem Epithel ausgekleidet wird und dass das Darmrohr von einem besonderen Faserblatt umgeben und mittelst eines dorsalen und ventralen Mesenteriums am Hautmuskelschlauch befestigt ist.

Durch die Einfaltung des Entoblasts wird bei den Chaetognathen die Anzahl der Keimblätter von zwei auf vier erhöht, indem wir nun die das Coelom begrenzenden Lagen als parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts bezeichnen. In Folge des ganzen Processes wird eine bedeutende Vergrösserung der epithelialen Oberfläche des Körpers in ähnlicher Weise wie bei den Actinien durch die Septenbildung hervorgerufen. Mit Recht glauben wir daher in unserer Monographie (93) die beiden Coelomsäcke der Chaetognathen mit den Nebenräumen oder Divertikeln des Urdarms der Actinien verglichen zu haben, wie wir auch damals schon auf die analogen Processe in der histologischen Differenzirung aufmerksam gemacht haben.

Beginnen wir mit der Bildungs- und Anordnungsweise der Muskulatur. Wie bei den Actinien von den Epithelzellen der Urdarmdivertikel, so werden bei den Chaetognathen vom parietalen Epithelblatt des Coeloms Muskelfibrillen, die sich zu einer Lamelle vereinigen, ausgeschieden. Indem die so entstandene Lamelle sich mächtiger entwickelt, faltet sie sich ein und erzeugt Muskelblätter (Taf. III Fig. 12*B*), die aus Fibrillen (*f*) zusammengesetzt werden, parallel zu einander und senkrecht zur Körperoberfläche gestellt sind und in ihren schmalen Interstitien Muskelkörperchen (*mk*) einschliessen. Der epitheliale Ursprung der Muskulatur prägt sich dann auch in der äusserst regelmässigen An-

ordnung der Muskelblätter aus, welche vollkommen parallel zu einander in der Längsrichtung des Körpers verlaufen und in 4 longitudinale Bänder abgetheilt sind.

Bei den Actinien und Chaetognathen entwickelt sich der Hauptheil des Nervensystems, das Centralorgan sammt den von ihm ausstrahlenden Nerven, aus dem Ektoderm, in welchem es seine ursprüngliche Lage dauernd beibehält; ein kleinerer Theil entsteht im Anschluss an die Muskulatur, bei den Actinien aus dem Entoderm, bei den Chaetognathen, wie uns sehr wahrscheinlich geworden ist, aus dem parietalen Blatte des Mesoblasts. Es würde somit das Nervensystem im Grossen und Ganzen nach den Keimblättern in zwei Abschnitte gesondert sein: „in einen ektodermalen, aus dem Ektoblast entstehenden sensiblen Abschnitt und in einen mesodermalen, auf den Entoblast zurückführbaren, motorischen Abschnitt".

In beiden Abtheilungen endlich leiten sich die Geschlechtsproducte aus dem Epithel der Urdarmdivertikel ab (Taf. I Fig. 3e). Bei den Actinien werden daher auch Eier und Spermatozoen in letztere bei ihrer Reife entleert, bei den Chaetognathen fallen allein die Spermatozoen in den Binnenraum des Schwanzsegmentes, aus welchem sie durch besondere Vasa deferentia entleert werden, während die Eier ihre in der Abstammung begründete Beziehung zum Enterocoel verloren haben und in besondere Eiröhren mit eigenen Ausführgängen eingeschlossen sind.

Wie völlig verschieden ist nun im Vergleich zu den Chaetognathen das Bild, welches uns die Entwickelungsgeschichte und der feinere Bau der Mollusken zeigt! Dank den vortrefflichen Untersuchungen von Lankester (63—65), Fol (53—57), Rabl (67—69), Hatschek (59) und Bobretzky (48, 49) sind hier die Verhältnisse in übereinstimmender Weise so weit aufgeklärt, dass wir überzeugt sind auf ganz sicherem Boden zu stehen. Dann sind aber für die Entwicklung der Mollusken folgende Punkte maassgebend: Entweder sind die beiden primitiven Blätter schon von der Gastrulaeinstülpung an durch einen Spaltraum getrennt oder sie rücken wenigstens später immer weiter auseinander und lassen einen Raum zwischen sich frei, welchen wir zunächst mit Huxley Blastocoel nennen wollen (Taf. I Fig. 11). An der Stelle, wo Ektoblast und Entoblast in einander umbiegen, am schlitzförmigen Gastrulamund, werden in symmetrischer Lage 2 grosse Zellen oder 2 Haufen kleinerer Zellen (*a*) angetroffen, die meist schon auf dem Blastulastadium sich aus dem Verbande der übrigen losgelöst ha-

ben. Durch Theilung gehen aus ihnen zwei Streifen locker und unregelmässig verbundener Zellen hervor, welche sich alsbald von einander trennen und, wie Rabl sich ausdrückt, fast pinselförmig auseinanderweichen. Sie zerstreuen sich nach allen Seiten durch die Gallerte, welche an Volumen, je älter der Embryo wird, um so mehr zunimmt und legen sich zum Theil dem Darmepithel und dem einschichtigen Epithel der Körperoberfläche an. Sie werden dann von den Embryologen als Haut- und Darmfaserblatt (somatic und splanchnic-layer) bezeichnet. Die Urzellen des Mesoderms, wie Rabl und Andere die Zellen zu beiden Seiten des Gastrulamundes benennen, haben mithin die Aufgabe, ein Mesenchym zu bilden, welches die bemerkenswerthesten Analogieen zu dem gleichnamigen Gewebe der Beroiden darbietet. In der ersten Entwicklung des Mesenchyms finden freilich bei beiden einige Verschiedenheiten statt. Bei den Beroiden lösen sich vom Ektoblast einzelne kleine amöboide Zellen hie und da ab, die sich alsbald in der Gallerte zerstreuen; bei den Mollusken sind es gewöhnlich zwei grosse dotterreiche Zellen, die ausscheiden und erst durch fortgesetzte Theilung zu amöboiden Wanderzellen werden und auseinanderweichen. Aber was will diese geringfügige Verschiedenheit sagen gegenüber dem gesammten Character des Gewebes und gegenüber der Uebereinstimmung der histologischen Producte, welche aus ihm in beiden Fällen entstehen. Denn wie bei den Beroiden differenzirt sich das Mesenchym bei den Mollusken einerseits in die besonders reichlich und oft eigenartig entwickelte Bindesubstanz, dann in Muskelfasern und schliesslich auch noch, wie wir glauben hinzufügen zu dürfen, in einen Theil des Nervensystems; die epithelialen Flächen dagegen, die vom Ektoblast und Entoblast abstammen, nehmen an der Genese der Muskulatur auch nicht den geringsten Antheil.

Die Muskeln der Mollusken entstehen, indem einzelne Zellen des Mesenchyms sich in die Länge strecken und mit einem Mantel von contractiler Substanz umgeben, in welchem die Bildungszelle als sogenannte Mark- oder Axensubstanz erhalten bleibt; gewöhnlich einkernig vermehren sie nur selten die Zahl ihrer Kerne, wie dies bei den Ctenophoren fast ausnahmslos der Fall ist. Ihre Enden sind meist zugespitzt, so dass die Gestalt der ganzen Zelle spindelförmig, dabei entweder kurz gedrungen oder fadenartig langgestreckt ist. Indessen kommen auch dichotome Verästelungen der Enden vor, welche uns an die Muskeln der Ctenophoren erinnern (Taf. I Fig. 11 *mm*); sie sind ganz beson-

ders schön bei den Larven der Pteropoden von Fol (Taf. III Fig. 3 *mm*) beobachtet worden und auch bei Heteropoden, Lamellibranchiern (Taf. III Fig. 17. Taf. I Fig. 11 *mm*) und Gastropoden sind sie nicht selten, wie die Arbeiten von Rabl, Hatschek u. A. lehren: Bei den ausgebildeten Thieren sind verästelte Muskelfasern im Allgemeinen weniger häufig. Boll (47) fand sie namentlich bei Arion ater, und wir selbst haben sie bei Cephalopoden gesehen, wo sie mit Vorliebe anderweitige Muskellagen quer durchsetzen.

Die contractile Substanz der Muskelfasern ist entweder homogen oder fein längsstreifig. Aus letzterer Structur haben viele Autoren wie Wagener und neuerdings ganz besonders v. Jhering (61) auf eine fibrilläre Zusammensetzung geschlossen und dem entsprechend die Muskelfasern als Fibrillenbündel den Muskelfasern der Wirbelthiere gleichgestellt. Dem haben jedoch die meisten Forscher, welche sich mit den Muskeln der Wirbellosen beschäftigt haben, wie Weismann (173) und Schwalbe (172) widersprochen; letzterer giebt nur für die sehnig aussehenden Theile der Schliessmuskeln der Lamellibranchier eine faserige Beschaffenheit zu, die nach ihm jedoch als „eine weitere Differenzirung der contractilen Substanz, angepasst an ihre eigenthümliche Function, einen anhaltenden Verschluss der Schalen zu bewirken", angesehen werden muss. Nach unserer Ansicht kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die contractile Substanz der Muskelfaser bei den Mollusken homogen ist wie bei den glatten Muskelfasern der Wirbelthiere und dass die etwaige feine Längsstreifung nur eine untergeordnete Bedeutung hat.

In der Anordnung der Muskelfasern fällt ganz besonders der Mangel der Gesetzmässigkeit auf. Auf Querschnitten durch den Körper von Muscheln und Schnecken (Taf I Fig. 4 und Taf. III Fig. 10) sind die Muskelfasern (*mm*) zu kleinen Bündeln vereint, diese aber sind nach den verschiedensten Richtungen wirr durcheinander gekreuzt und noch weiter dadurch verbunden, dass die Fasern eines Bündels fächerartig ausstrahlend die Masse benachbarter Bündel durchsetzen. So kommt morphologisch ein verfilztes Muskelwerk zu Stande, in welchem meist selbständige und isolirte Gruppen von Muskeln nicht zu unterscheiden sind; functionell äussert sich dagegen das Verhalten darin, dass ein nach den verschiedensten Richtungen hin contractiles Parenchym erzeugt wird, welches für die ganze Bewegungsweise der Schnecken und Muscheln so äusserst charakteristisch ist. Bei den

höheren Mollusken, den Cephalopoden, macht sich allerdings eine grössere Regelmässigkeit geltend, indem es zu Muskellamellen mit gleich gerichteter Faserung kömmt. Aber auch hier werden noch die regelmässig angeordneten Faserlamellen von einzelnen quer verlaufenden Muskelfasern durchsetzt, wie die Knochenlamellen von den perforirenden Sharpey'schen Fasern; ausserdem erhält sich bei den Cephalopoden an vielen Stellen, unter denen wir ganz besonders die Arme hervorheben, der Charakter des Muskelflechtwerks in sehr ausgesprochener Weise. Noch kürzlich hat daher ein Forscher, der sich mit den Cephalopoden sehr eingehend beschäftigt hat, Brock (50), „die grosse Unselbständigkeit der Muskeln, ihre vielfachen Verwachsungen und die Neigung, sich in Membranen, in Muskelhäute auszubreiten", selbst für den Kopf und Nacken des Cephalopodenkörpers hervorgehoben, für Stellen, wo isolirte Bündel vorkommen und die Muskulatur am höchsten differenzirt ist.

So ergiebt eine genauere Prüfung der Muskulatur auch in jeder Beziehung, in Entwicklung, Bau und Anordnungsweise fundamentale Unterschiede zwischen Chaetognathen und Mollusken. Dort sehen wir umgewandelte Epithelzellen, hier Zellen des Mesenchyms zu Muskeln werden, dort begegnen wir Muskelblättern zusammengesetzt aus Einzelfibrillen, hier contractilen Einzelfasern, bei den Chaetognathen endlich sind die Elemente in regelmässiger leicht übersichtlicher Weise angeordnet, bei den Mollusken dagegen sind sie zu einem häufig unentwirrbaren Durcheinander vereinigt.

Die Bindesubstanz der Mollusken, der zweite Bestandtheil, welcher aus Umbildung des Mesenchyms hervorgeht, hat in den einzelnen Abtheilungen einen verschiedenen Charakter und verschiedene Mächtigkeit; bei den pelagischen Pteropoden und Heteropoden z. B. ist sie eine ansehnliche Gallerte, welche von elastischen Fasern gestützt wird und zahlreiche verästelte oder rundliche Zellen enthält, während sie bei den Schnecken mehr faserig ist und unansehnlich an Masse vornehmlich als Kitt zur Vereinigung der Muskelfaserbündel dient. Alle diese qualitativen und quantitativen Unterschiede sind für uns hier von keiner Bedeutung, da es uns nur auf die Art ankommt, in welcher die Bindesubstanz in den Aufbau des Organismus eingreift. Hierbei müssen wir denn hervorheben, dass ein in Muskeln und Bindesubstanz differenzirtes Mesenchym den Raum zwischen Darm und Hautober-

fläche, das Blastocoel der Larve, in mehr oder minder vollständiger Weise ausfüllt (Taf. I Fig 11 u. 4. Taf. III Fig. 10). Am vollständigsten ist dies bei den Lamellibranchiern der Fall, bei welchen alle Eingeweide, Darm, Geschlechtsorgane, Nieren unter einander durch das Körpermesenchym verklebt werden. In den Geweben verbreitet sich ein System von Lacunen, welche sich besonders im Umkreis der Eingeweide zu grösseren Hohlräumen erweitern, ohne jedoch zu einer einheitlichen Höhle zusammenzufliessen. Ueber den Bau dieser Lacunen stimmen die neueren Untersuchungen von Flemming (52), Posner (66), Kollmann (62) etc., mögen sie auch im Einzelnen von einander abweichen, im Allgemeinen überein, indem sie zeigen, dass es einfache Spalten in der Bindesubstanz sind, deren Wandungen nicht einmal von einem besonderen Epithel überzogen werden. Sie communiciren mit dem Blutgefässsystem, dessen grössere Stämme sich in sie öffnen, während Capillaren an den meisten Stellen des Körpers fehlen.

Wie die Verhältnisse liegen, hat man wenig Veranlassung, bei den acephalen Mollusken von einer Leibeshöhle zu sprechen, wenn es auch in Folge der Unsicherheit, welche in der Anwendung des Begriffs „Leibeshöhle“ herrscht, allgemein geschieht. Berechtigter erscheint dagegen eine solche Darstellungsweise bei den Cephalophoren, deren Eingeweide in einem Hohlraum eingebettet sind und aus dem Hautmuskelschlauch in Folge dessen leicht herauspräparirt werden können. Doch ist es auch hier nöthig, sich nicht mit einem viel gebräuchlichen Namen zu begnügen, sondern das Wesen des Hohlraums selbst näher zu betrachten. Derselbe ist ebenfalls nur ein Spaltraum in der Bindesubstanz, welcher nicht von einem Epithel ausgekleidet ist. Er wird von Fäden durchsetzt, welche von der Bindesubstanz des Hautmuskelschlauchs in die bindegewebigen Umhüllungen der Eingeweide hinübertreten oder sich zwischen den einzelnen Organen ausspannen. Nicht selten sind auch die Organe mit breiten Flächen an den Wandungen der Leibeshöhle befestigt.

Diese Schilderung, welche wir auf Grund von Querschnitten durch Chitonen (Taf. I Fig. 4) und Landpulmonaten geben, würde sich nach den Angaben Gegenbaur's (58) nicht auf die Pteropoden und Heteropoden übertragen lassen. Hier soll vielmehr eine ausserordentlich geräumige Leibeshöhle sich trennend zwischen Darm und Körperwand schieben und sich sogar häufig in die flossenförmigen Anhänge erstrecken. Wir haben daher bei Ca-

rinaria und Pterotrachea weitere Beobachtungen angestellt, wobei wir zu einer etwas anderen Auffassung als Gegenbaur gelangt sind. Wenn dieser Forscher die Leibeshöhle unmittelbar von der membranartig ausgebreiteten Körpermuskulatur einerseits und der Darmwand andererseits begrenzt sein lässt, so hat er dabei die von zahlreichen Zellen durchsetzte mächtige Gallertschicht übersehen, welche nach innen von der Muskulatur vorhanden ist. Erst in derselben liegt die Leibeshöhle als ein schmaler Spaltraum derart eingebettet, dass eine dünne Gallertlage noch auf der Darmwand nachweisbar ist, während die Hauptmasse sich an das Muskelblatt anschliesst. In gleicher Weise hat Gegenbaur auch in den Pteropodenflossen die Gallerte, welche hier allerdings durch weite Blutbahnen sehr reducirt ist, nicht beachtet.

Da ein Epithel in den beschriebenen Hohlräumen der Cephalophoren allgemein fehlt, und da sie selbst mit dem Blutgefässsystem communiciren, so ist es klar, dass sie aus dem Lückensystem der acephalen Mollusken abgeleitet werden müssen. Nur sind hier die Lücken im Bindegewebe grösser geworden und zu einem weiten Hohlraum zusammengeflossen, die trennenden Bindesubstanzbälkchen sind dagegen rareficirt.

Aus derartigen Modificationen lässt sich dann endlich auch das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle der Cephalopoden erklären. Aeltere Forscher geben an, dass bei diesen Thieren Venen und Arterien durch Capillaren verbunden sind, dass einzelne der Venen jedoch immer noch mit der Leibeshöhle communiciren, wesshalb denn auch die Eingeweide wie bei anderen Mollusken vom Blut umspült würden. Neuerdings hat dagegen Kollmann (62[a]) eine vollkommene Trennung der Leibeshöhle und der Blutgefässe behauptet, da die Venen sich zwar zu sinuösen Hohlräumen ausdehnen sollen, diese Hohlräume aber keine Oeffnungen nach der Leibeshöhle hin besässen. Wie dem auch sei, jedenfalls ist bei den Cephalopoden die Trennung von Leibeshöhle und Blutgefässen eine weiter vorgeschrittene. Um so interessanter ist es zu sehen, dass embryonal beide Theile einen gemeinsamen Ursprung haben. Nach Lankester (63) entstehen in dem Mesenchym der Cephalopoden sinuöse wandungslose Hohlräume, von welchen einige zu einer grossen einheitlichen Cavität, der Leibeshöhle, zusammenfliessen, während andere sich mit besonderen Wandungen umgeben und das Herz und die Gefässe des Thieres bilden.

Das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle der Mollusken las-

sen daher sowohl bei vergleichend-anatomischer als auch entwicklungsgeschichtlicher Betrachtung ihre Zusammengehörigkeit auf das Deutlichste erkennen; sie stammen aus einer gemeinsamen Anlage, aus einem System von Spalträumen ab, welches im Mesenchym gelegen ist, entwickeln sich aber nach verschiedenen Richtungen und sondern sich dabei in demselben Maasse von einander, als sich die Organisation der Mollusken vervollkommnet. Wir können daher die Leibeshöhle mit Huxley als Schizocoel bezeichnen und dadurch von dem Enterocoel der Chaetognathen unterscheiden, zu welchem sie in einem fundamentalen Gegensatz steht. Das Enterocoel der Chaetognathen ist ein mit Epithel ausgekleidetes Darmdivertikel, das Schizocoel der Mollusken ist ein wandungsloser Spalt im Mesenchym; jenes erscheint von Anfang an als ein weiter aus symmetrischen Hälften bestehender Raum, dieses ist eine Vereinigung zahlreicher kleiner und unregelmässiger Räume; dort keine Beziehung zum Blutgefässsystem, welches überhaupt noch fehlt, hier innigster Zusammenhang mit demselben.

Wie verhält sich nun weiter das Schizocoel der Mollusken zu dem Blastocoel ihrer Larven? Aus den in der Literatur vorliegenden Beobachtungen lässt sich hierauf folgende Antwort geben. Von Anfang an ist ein weites Blastocoel vorhanden, dessen Raum durch die zunehmende Gewebebildung eingeschränkt wird. Die übrig bleibenden Spalten sind die ersten Anlagen des Schizocoels, das sich nun secundär wieder zu einem einheitlichen Raum gestaltet. Zwischen Blastocoel und Schizocoel würde sich demnach eine ununterbrochene Continuität nachweisen lassen. Gegen diese Darstellung kann nur das Eine geltend gemacht werden, dass es noch nicht genügend sicher gestellt ist, ob das Blastocoel überhaupt ein Hohlraum ist oder ob es nicht vielmehr von einer dünnen Gallerte erfüllt wird, in welcher die einzelnen Gewebsbestandtheile eingeschlossen sind. In dem einen wie in dem andern Falle würde bei den Mollusken eine doppelte Namengebung überflüssig sein, im ersteren würde es nur ein Blastocoel, im letzteren nur ein Schizocoel geben.

Ein dritter Unterschied zwischen Chaetognathen und Mollusken, welcher durch den ganz verschiedenen Bildungsmodus des Mesoderms bedingt wird, äussert sich endlich in dem Nervensystem, weniger freilich in dem Bau als in der Entwicklungsweise desselben.

Anatomisch betrachtet haben das Nervensystem der Mollusken und Chaetognathen manches Gemeinsame. Dorsal oberhalb des Oesophagus liegt beidesmal ein grosses oberes Schlundganglion, ventral ein ebenfalls grosses Ganglion, der Bauchknoten der Chaetognathen, das Fussganglion der Mollusken; beide sind unter einander durch lange Schlundcommissuren verbunden. Dazu gesellen sich noch in beiden Abtheilungen die mit dem oberen Schlundganglion zusammenhängenden Buccalganglien, so dass Langerhans (95) sich veranlasst gesehen hat, Mollusken und Chaetognathen auf Grund ihres Nervensystems für nahe Verwandte zu erklären. Indessen hat der genannte Forscher den einen wichtigen Unterschied ganz unberücksichtigt gelassen, dass das Nervensystem der Chaetognathen im Ektoderm, das Nervensystem der Mollusken dagegen im Mesoderm eingeschlossen ist; dieser Unterschied würde nun zwar an und für sich nicht von Belang sein, wenn er nicht Folge einer abweichenden Entwicklungsweise wäre.

Bei den Chaetognathen entwickeln sich die oben genannten Theile des Nervensystems aus dem Ektoblast, dem sie auch dauernd angehören; bei den Mollusken dagegen ist ein solcher ektoblastischer Ursprung des Nervensystems noch nicht festgestellt. Wenn wir die hierüber in der Literatur vorhandenen Angaben vergleichen, so zerfallen dieselben in zwei Gruppen. Die Mehrzahl der Forscher behauptet einen mesodermalen Ursprung des Nervensystems und tritt damit einem anderen Theil gegenüber, welcher die Mollusken sich den übrigen Thieren anschliessen lässt. Bobretzky (48, 49), welcher der ersten Gruppe angehört, schildert genau, dass die Ganglien anfänglich unregelmässige lockere Haufen von Mesenchymzellen seien, welche erst allmählich zur Bildung eines scharf gesonderten Organes zusammentreten. Ihm zufolge „ist die Entwicklung des Nervensystems bei den Mollusken von der Bildung desselben bei anderen Thiertypen ganz verschieden. Bei den Wirbelthieren, Arthropoden und Würmern tritt das aus dem Ektoderm abstammende Nervensystem stets als ein Ganzes auf, welches bei den 2 letzteren Thiertypen erst später der Länge und der Quere nach in einzelne Ganglien zerfällt. Hingegen entstehen bei den Mollusken die einzelnen Ganglien als ganz von einander abgesonderte Anhäufungen von Mesodermzellen und treten erst später mit einander in Verbindung.“

Ebenso energisch wie Bobretzky spricht sich Ussow (70) für einen mesodermalen Ursprung des Nervensystems aus, während Lankester (63) einen vermittelnden Standpunkt einnimmt.

Für die Mehrzahl der Mollusken leitet Lankester das obere Schlundganglion aus dem Ektoblast, den Rest des Nervensystems aus dem Mesoderm ab; nur bei den Cephalopoden sei die Ektoblasteinstülpung des oberen Schlundganglions rudimentär und bilde den sogenannten weissen Körper, so dass sich hier fast das gesammte Nervensystem mesodermal anlege. Der englische Forscher möchte jedoch in einer derartigen Entwicklung der Centralorgane keinen fundamentalen Gegensatz zu den übrigen Thieren, sondern nur einen durch abgekürzte Vererbung bedingten Unterschied erblicken.

Während Bobretzky und Ussow im Nervensystem der Mollusken nur mesodermale Bestandtheile haben nachweisen können, hat Hatschek (59) neuerdings für Teredo Beobachtungen mitgetheilt, denen zu Folge das obere Schlundganglion ebenso wie das Pedalganglion rein ektodermalen Ursprungs seien. Beide sollen sich als verdickte Stellen im Ektoderm anlegen, ja der Verfasser sucht es sogar wahrscheinlich zu machen, dass die Verdickungen auf dem Wege der Einstülpung sich zu den Ganglien entwickeln, wodurch der Process der Bildung des Nervensystems eine grosse Aehnlichkeit mit den bei Wirbelthieren beobachteten Vorgängen gewinnen würde.

Bei der grossen Meinungsverschiedenheit, welche über die Herkunft des Nervensystems herrscht, sind für uns die offenbar sehr genauen Untersuchungen Rabl's (69) und Fol's (57) von der grössten Bedeutung, da beide Forscher in den Beobachtungen der Hauptsache nach übereinstimmen, obwohl sie in der Deutung der Befunde von einander abweichen. Rabl, dem aus theoretischen Gründen ein anderer als ektodermaler Ursprung des Nervensystems nicht möglich zu sein scheint, giebt in seiner Arbeit über die Ontogenie der Patella an, dass er über die Entwicklung der beiden Knoten des unteren Schlundganglions leider nicht ganz in's Klare gekommen sei. Mit Sicherheit dürfe er nur behaupten, dass der Bildung dieses Ganglions keine Verdickung des Ektoderms zu den Seiten des Fusses vorausgehe, und dass dasselbe anderswoher seinen Ursprung nehmen müsse. Er huldigt daher der Annahme, dass es aus gleicher Anlage mit dem oberen Schlundganglion abstamme. Für letzteres beobachtete er eine Ektodermverdickung mitten im Velarfeld, für die er den auch für Annelidenlarven viel gebräuchlichen Namen Scheitelplatte anwendet. Mit dieser Deutung setzt sich jedoch Rabl in Widerspruch mit den Darstellungen aller übrigen Forscher; denn dann müssten ja

beide Ganglienmassen von Anfang an durch Commissuren verbunden sein, während doch Einstimmigkeit darüber herrscht, dass die oberen Schlundganglien und die Pedalganglien anfänglich getrennt sind und erst secundär in Verbindung treten. Die negativen Befunde Rabl's sprechen somit für die Ansicht, dass das Pedalganglion dem Mesoderm angehört.

Die Mittheilungen Fol's (53—57) erstrecken sich auf zahlreiche Repräsentanten aus verschiedenen Ordnungen der Mollusken. Ihnen zufolge entsteht das obere Schlundganglion stets aus dem äusseren Keimblatt, bei den Pteropoden und Landpulmonaten durch Einstülpung, bei den Heteropoden durch Abspaltung; bei den Wasserpulmonaten allein waren die Beziehungen zum Ektoderm zweifelhafter Natur, indem eine unter dem Epithel gelegene, gegen das Mesoderm nicht deutlich abgegrenzte Zellenmasse in der von Bobretzky beschriebenen Weise sich allmählich zum Ganglion umformte. Auch für die Pedalganglien suchte Fol ursprünglich nach einer ektodermalen Anlage und glaubte dieselbe für die Heteropoden und Gastropoden gefunden zu haben, doch ist er in seiner neuesten Arbeit von dieser Ansicht vollkommen zurückgetreten, indem er das Resultat aller seiner Untersuchungen in folgendem Satz zusammenfasst: „Die Pedalganglien zeigen in ihrer Bildungsweise eine bemerkenswerthe Gleichförmigkeit. Sie differenziren sich überall inmitten eines vorher vorhandenen Mesoderms und können daher nur in sehr indirecter Weise aus dem Ektoderm stammen, vorausgesetzt dass nicht dieser Theil des Mesoderms einen anderen Ursprung hat.“ Gleichwohl ist Fol nicht geneigt, in der Bildung des Nervensystems einen fundamentalen Unterschied zwischen den Mollusken und den meisten anderen Thieren, wie es Bobretzky thut, anzunehmen; die Bildungsprocesse, meint Fol, seien überall Abänderungen unterworfen und wir seien verpflichtet, die Gründe und Gesetze dieser Abänderungen nachzuweisen.

Bei einer kritischen Beurtheilung der angeführten Literaturangaben, besonders des in den Abbildungen niedergelegten Beweismaterials, scheint es uns nun in hohem Grade wahrscheinlich zu sein, dass bei den Mollusken die Hauptmasse des Nervensystems im Anschluss an die Muskulatur seine Entstehung den Zellen des Mesenchyms verdankt. Dies gilt vor Allem von den Fussganglien und vielleicht auch von einem Theil der oberen Schlundganglien, während wohl ein anderer Theil vom Ektoderm und zwar speciell von der Schei-

telplatte geliefert wird. Wir sind uns dabei wohl bewusst, wie sehr wir bei Vertretung einer derartigen Auffassung mit den herrschenden Theorieen über den Ursprung des Central-Nervensystems in Conflict gerathen. Allein wenn man theoretische Anschauungen verwerthen will, so muss man sich stets zuvor versichern, auf welchen Voraussetzungen dieselben aufgebaut sind und in wie fern die Voraussetzungen im concreten Falle zutreffen. Wir werden an einer späteren Stelle dieser Arbeit hierauf noch einmal zurückkommen und dann zu zeigen versuchen, wesshalb die für Gliederwürmer, Wirbelthiere und Arthropoden giltige Theorie vom ektodermalen Ursprung der Centralorgane nicht im vollen Umfang auf die Mollusken übertragbar ist, sondern sich hier nothwendigen Einschränkungen unterziehen muss.

Wenn nun die Ansichten, welche wir über die Entwicklung des Nervensystems der Mollusken vertreten, richtig sind, dann ist hierin ein neues wichtiges Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Chaetognathen gegeben. Dem rein ektodermalen und ektoblastischen Nervensystem der letzteren tritt dann das mesodermale, nach seiner Genese ektoblastisch-mesenchymatöse Nervensystem der Mollusken gegenüber, und diese Verschiedenheit findet ihre Erklärung in der abweichenden Genese des Mesoderms.

Wird Jemand angesichts der eben vorgenommenen Vergleichung noch Zweifel hegen können an einer vollständigen Verschiedenheit, welche das gesammte Bild der Entwicklung bei Mollusken und Chaetognathen darbietet? Sind hier die Gegensätze nicht noch weit auffälliger als zwischen den Ctenophoren und den übrigen Coelenteraten? Bei den Chaetognathen ausschliesslich histologische Differenzirung von Epithellamellen, bei den Mollusken in hohem Grade Entwicklung eines Mesenchyms und sehr verschiedenartige histologische Differenzirung desselben. Bei den Chaetognathen eine grössere Complication der Blätterbildung, indem der Entoblast sich weiter einfaltet und ein parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts liefert; bei den Mollusken keine weitere Faltenbildung, Ektoblast und Entoblast der Gastrula gehen nach Abzug des Mesenchyms vollständig in das Ektoderm und Entoderm des fertigen Thieres über. Dort ein Enterocoel, hier ein Schizocoel und in Zusammenhang damit dort ein dorsales und ein ventrales Mesenterium, hier ein Mangel derselben.

Zur Veranschaulichung unserer Ideengänge haben wir im Vorausgehenden recht typische Beispiele gewählt, bei welchen die verschiedenen Gegensätze in der Entwicklung scharf ausgeprägt sind. Solches ist bei anderen Thieren nicht immer der Fall, vielmehr giebt es auch Entwickelungsgeschichten, bei welchen die bei den Mollusken und Chaetognathen getrennt beobachteten Processe in demselben Organismus nebeneinander auftreten. Als ein passendes Beispiel eines solchen gemischten Entwickelungsganges können uns die Echinodermen dienen, wobei wir als Grundlage den Aufsatz von Selenka „Keimblätter und Organanlage der Echiniden" (74) benutzen.

Bei den Echinodermen lagert sich in der Furchungshöhle der Blastula (Taf. I Fig. 9) der sogenannte Gallertkern ab, „welcher die Function einer Stütze für die Blastodermzellen erfüllt". In denselben tritt frühzeitig an der Stelle, wo später die Gastrulaeinstülpung erfolgt, eine Anzahl von Zellen hinein, welche sich von einigen durch Grösse auffallenden Zellen der Blastula durch Theilung abtrennen. Die so gebildeten Mesenchymkeime *(a)* bestehen aus zwei, je 4—8 Zellen umfassenden Haufen, die sich alsbald vom Mutterboden entfernen. Während die Blastula sich in die Gastrula umwandelt (Taf. I Fig. 10), vermehren sich die Mesenchym-Zellen *(a)* fort und fort durch Theilung, entfernen sich hierbei von einander und durchwandern amöboid den Gallertkern mittelst langer, oft verästelter Pseudopodien. So ist schon auf dem Blastulastadium ein Mesenchym entstanden, dessen Zellen während des Larvenlebens dreierlei Functionen zu erfüllen haben. Ein Theil scheidet das Kalkskelet *(k)* aus, ein anderer lagert sich dem Vorderdarm an und wird zu seiner Ringmuskulatur, ein dritter Theil endlich bildet sich in stern- oder spindelförmige contractile Faserzellen um, welche sich einzeln in der Gallerte zwischen Bauch und Rücken oder zwischen Haut und Darm ausspannen.

Bis hierher gleicht die Entwicklung der Echinodermen derjenigen der Ctenophoren und Mollusken, insofern bei allen in analoger Weise ein sich histologisch weiter differenzirendes Mesenchym geliefert wird. Dann aber tritt ein Process ein, welcher der Leibeshöhlenbildung der Chaetognathen zu vergleichen ist. Das blinde Ende des Urdarms erweitert sich und treibt zwei laterale Aussackungen (Taf. I Fig. 10 *Me*); diese schnüren sich bei den einzelnen Abtheilungen der Echinodermen in etwas verschiedener Weise ab und stellen zwei Säcke dar, welche zum Coelom

und Wassergefässsystem des ausgebildeten Thieres werden. Leider ist es zur Zeit noch unbekannt, in welcher Weise sich die Epithelauskleidung des Enterocoels histologisch weiter differenzirt, wie denn überhaupt die ganze spätere histologische Entwicklung der Echinodermen ein völlig unangebautes und daher für Untersuchungen dankbares Feld abgiebt. Vor allen Dingen ist hier die wichtige Frage zu beantworten, ob die Körpermuskulatur aus dem Mesenchym oder aus dem Epithel des Enterocoels ihren Ursprung herleitet, ob sie sich mithin nach dem Typus der Ctenophoren und Mollusken oder nach dem Typus der Chaetognathen entwickelt. Auf jeden Fall besteht in der Entwicklung der Chaetognathen und der Echinodermen die wichtige Uebereinstimmung, dass bei beiden der Urdarm sich sondert in den bleibenden Darm und in zwei den letzteren umhüllende Divertikel, in welche die Geschlechtsorgane zu liegen kommen.

Durch die auf den vorausgehenden Seiten vorgenommene Beurtheilung der Keimblattbildung und histologischen Differenzirung der Coelenteraten, Chaetognathen, Mollusken und Echinodermen glauben wir zu einem dreifachen Resultate gelangt zu sein:

Einmal haben wir an recht durchsichtigen Beispielen gezeigt, dass bei der Bildung des Mesoderms sich verschiedenartige Processe abspielen und dass das indifferente Zellenmaterial, welches sich zwischen Ektoblast und Entoblast einschiebt, keineswegs überall gleichwerthig ist. Dasselbe konnte entweder als Mesenchym oder durch Einfaltung des Entoblasts (unter Divertikelbildung des Urdarms) angelegt werden. Je nachdem das eine oder das andere oder beides zugleich geschieht, gewinnt die Schicht zwischen den beiden primitiven Keimblättern eine dreifach verschiedene Bedeutung. Im ersten Fall treffen wir als Mesoderm bei den Larven nur eine Stützsubstanz mit zerstreuten Zellen an (Coelenteraten, Mollusken). Im zweiten Fall schieben sich zwischen Ektoblast und Entoblast zwei neue epithelial angeordnete Zellenlagen (parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts) ein (Chaetognathen). Im dritten Falle endlich kommt es zwischen den beiden primitiven Keimblättern sowohl zur Ausbildung eines Mesenchyms, als auch zu Hohlräumen mit epithelialen Wandungen, welche abgeschnürte Divertikel des Urdarms sind.

Zu einem zweiten Resultate von allgemeinster Bedeutung führte

uns die Untersuchung der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Gewebe. Indem wir die histologische Differenzirung der einzelnen Körperschichten bei den Hydromedusen, Actinien und Chaetognathen einerseits, bei den Ctenophoren und Mollusken andererseits unter einander verglichen, wurden wir darauf geführt, die Gewebe ihrer Genese nach in mesenchymatöse und epitheliale einzutheilen und konnten zeigen, dass jedes Keimblatt die Fähigkeit zu den verschiedenartigsten Umbildungen besitzt.

Das dritte Resultat endlich besteht in dem Nachweis, dass die Verschiedenartigkeiten in den ersten Entwicklungsvorgängen sich auch noch im definitiven Bau des Organismus und in der feineren Structur seiner Gewebe erkennen lassen. Muskeln epithelialen Ursprungs tragen in ihrer Structur und Anordnung ein anderes Gepräge als Muskeln, welche durch Differenzirung von Mesenchymzellen entstanden sind. Ein Schizocoel ist von einem Enterocoel auch beim erwachsenen Thiere meist noch zu unterscheiden. Ersteres setzt ein reichlicher entwickeltes Mesenchym voraus und erscheint mehr in der Form unregelmässiger mit dem Blutgefässsystem communicirender Lacunen. Letzteres ist ein zusammenhängender Raum, von Epithel ausgekleidet, ursprünglich ohne Beziehung zu den Blutbahnen und bedingt die Anwesenheit und charakteristische Beschaffenheit einiger anderer Organe, wie des Darmfaserblatts, der dorsalen und ventralen Mesenterien, der Geschlechtsdrüsen, welche vom Epithel der Leibeshöhle abstammen etc. Wird dies zugegeben, dann wird man auch bei einer genauen Kenntniss der Organologie und Histologie eines ausgebildeten Thieres sich Rückschlüsse auf die ursprünglichen Entwickelungsprocesse gestatten dürfen; man wird dies mit Nutzen namentlich in solchen Fällen thun, in welchen die Deutung entwicklungsgeschichtlicher Bilder mit Schwierigkeiten verknüpft ist.

Durch die Behandlungsweise, welche wir bisher in unserem Aufsatz eingehalten haben, stellen wir uns in Gegensatz zu zahlreichen Embryologen, welche allein von entwickelungsgeschichtlichen Befunden ausgehend das Bestreben haben, die an einem Objecte gewonnenen Beobachtungsresultate auch auf die übrigen zu übertragen, wie denn z. B. Lankester (170) überall die Muskulatur vom äusseren Keimblatte ableiten und überall das Coelom auf Urdarmdivertikel zurückführen will, oder wie Rabl (68) und Hatschek (102) bestrebt sind, die von ihnen bei Mollusken aufgefun-

denen grossen „Mesodermzellen“ als ein allgemeines Vorkommniss nachzuweisen und als homologe Gebilde zu deuten. Nach unserer Ansicht dagegen wird eine Lösung der schwierigen Mesodermfrage nur auf dem Wege herbeigeführt werden können, dass die generalisirende durch eine mehr kritische, individualisirende Beurtheilung der vorliegenden Thatsachen verdrängt wird. Eine mehr kritische Beurtheilung wird aber von selbst schon Platz greifen müssen, wenn man bei Beobachtung des embryonalen Geschehens mehr als bisher das Endziel der embryonalen Processe, die Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten der definitiven Zustände, in das Auge fasst und wenn man dabei auch die histologische Umwandlung der embryonalen Zellen berücksichtigt und nicht, wie es so häufig geschieht, gerade beim Eintritt derselben die Untersuchung abbricht. Erst dadurch, dass man alle Instanzen berücksichtigt, wird man die Gefahr vermeiden, Entwicklungsvorgänge als gleichartig zu betrachten, welche mit einander nichts zu thun haben, da sie zu ganz entgegengesetzten Resultaten führen. Mit einem Worte, die vergleichende Embryologie muss durch stete Berücksichtigung aller histologischen und anatomischen Verhältnisse sich als Theil einer vergleichenden Morphologie darstellen.

In diesem Sinne wollen wir unsere Aufgabe auch auf den folgenden Blättern durchführen, nachdem wir durch die Vergleichung der Coelenteraten, Mollusken, Chaetognathen und Echinodermen gleichsam die Fundamente für den weiteren Aufbau gelegt haben. Gesichtspunkte, die bisher an einzelnen Fällen gewonnen wurden, sollen jetzt durch vergleichende Untersuchung aller übrigen Thierstämme auf ihre allgemeinere Verwerthbarkeit geprüft und so der Versuch gewagt werden, eine Summe allgemeiner Bildungsgesetze im ganzen Thierreich nachzuweisen. Bei der Durchführung unseres Planes wollen wir in der Weise verfahren, dass wir zuerst jeden Thierstamm gesondert betrachten und jedesmal untersuchen, in welcher Weise sich das Mesoderm entwickelt, wie es sich histologisch differenzirt, wie die in ihm enthaltenen wichtigsten Organsysteme gebaut sind und in welchem Verhältniss sie zu einander stehen. Alsdann werden wir einen Ueberblick über die verschiedene Entwicklung und den verschiedenen Bau der wichtigsten Organsysteme im Thierreich geben. Drittens wird sich daran ein Abschnitt anreihen, in welchem die erhaltenen Befunde auf ihre systematische Verwerthbarkeit geprüft werden sollen. Endlich werden wir noch in drei Kapiteln allge-

meinere Fragen besprechen, auf welche uns die früheren und die vorliegenden Untersuchungen geführt haben. Ein Kapitel wird darüber handeln, was man unter einem mittleren Keimblatt zu verstehen habe? ein anderes wird die Erscheinungen und Ursachen der thierischen Formbildung und ein drittes Kapitel die Geschichte der Coelomtheorie zum Gegenstand haben.

Indem wir uns jetzt gleich zur Betrachtung der einzelnen Thierstämme wenden, bemerken wir noch im Voraus, dass wir dieselben nach der Entwicklungsweise und dem Bau des Mesoderms in zwei grosse Abtheilungen scheiden, von welchen wir die eine als Pseudocoelier, die andere als Enterocoelier bezeichnen.

Specieller Theil.

I. Betrachtung der einzelnen Thierclassen.

A. Die Abtheilung der Pseudocoelier.

Die erste Hauptabtheilung der Bilaterien oder die Pseudocoelier schliessen sich nach Bau und Entwicklung den Mollusken an; sie erreichen im Allgemeinen nicht die Höhe der Organisation, welche wir für die zweite Hauptabtheilung nachweisen können. Der Umstand, dass nur zwei epitheliale Flächen oder Keimblätter, der Ektoblast und der Entoblast, das Wachsthum vermitteln, behindert zweifellos eine reichere Gliederung und Entfaltung der Organisation; denn so umbildungsfähig das Mesenchym an sich auch sein mag, so fehlt ihm doch die regelmässige Anordnung des Zellenmaterials, welche die Epithelschichten auszeichnet. Mit der beschränkten Entwicklung der Epithelien hängt im Wesentlichen auch der compacte Charakter des Körpers der Pseudocoelier zusammen, so dass der Ausdruck „massiger Typus", den der so fein beobachtende C. E. v. Baer für die Mollusken zuerst anwandte, auch für die übrigen Formen zu Rechte besteht.

Bei der Entscheidung, welche Thierabtheilungen zu den Pseudocoeliern gehören, verdient natürlich in erster Linie die Entwicklungsgeschichte der mittleren Körperschicht oder des Mesoderms Berücksichtigung; dasselbe besteht in seiner ersten Anlage aus wenigen vereinzelten Zellen, welche von den primären Keimblättern aus in den Zwischenraum des Blastocoels gelangen. Ferner ist aber auch von Wichtigkeit der Bau des Mesoderms beim ausgebildeten Thiere, welcher durch die ganze Entwicklungsweise ein besonderes Gepräge aufgedrückt erhält. Eine Leibeshöhle fehlt oder wird nur durch ausgedehnte Gewebsspalten repräsentirt, welche selten zu einem einheitlichen Schizocoel zusammenfliessen. Die Muskulatur erscheint in der Form contractiler Faserzellen, welche zumeist unregelmässig angeordnet und in ihrem Verlauf vielfach gekreuzt sind. Dazu gesellt sich endlich die Beschaffen-

heit des Nervensystems, der Wassergefässe und der Geschlechtsorgane.

Zu den Pseudocoeliern rechnen wir die Bryozoen, Rotatorien und Plathelminthen, welche wir in der hier angegebenen Reihenfolge besprechen wollen; zuvor möchten wir jedoch bemerken, dass unsere Kenntnisse vom Bau und von der Entwicklung dieser 3 Thierabtheilungen Vieles zu wünschen übrig lassen. Namentlich ist auf dem Gebiet der Ontogenie noch wenig geschehen, so dass wir unser Augenmerk mehrfach allein dem anatomischen Charakter der Thiere werden zuwenden müssen. Für die zahlreichen Embryologen, welche alles Heil für die systematische Anordnung des Thierreichs von der genauen Kenntniss der Zellenverschiebungen am Keim erwarten, wird dadurch unsere Darstellung wahrscheinlich sehr an Glaubwürdigkeit verlieren. Wer aber das Ganze der Organisation in's Auge fasst, im ausgebildeten Thier den Gang seiner Entwicklung wiederzufinden sucht und die Entwicklungsvorgänge nur im Hinblick auf den definitiven Bau betrachtet, wird immer noch genug des Positiven entdecken, um sich ein wenn auch vielleicht nur provisorisches Urtheil zu bilden.

1. Die Bryozoen.

Bei der Betrachtung der Bryozoen gehen wir von den Endoprocten aus, erstens weil dieselben nach den übereinstimmenden Angaben der meisten Forscher, welche sich mit den Bryozoen befasst haben (Nitsche (19—22), Vogt (25), Hatschek (17), wahrscheinlich die Ausgangsformen der ganzen Abtheilung bilden, und zweitens weil sie anatomisch und entwicklungsgeschichtlich durch die zahlreichen Untersuchungen der Neuzeit genauer bekannt geworden sind als die Ektoprocten, deren Organisation eine sehr verschiedenartige morphologische Deutung erfahren hat.

Ueber die Genese der Keimblätter besitzen wir genaue Angaben durch die auf Pedicellina echinata sich beziehende Arbeit Hatschek's, welcher zufolge die grösste Uebereinstimmung mit den Mollusken herrschen würde. Nachdem das Gastrulastadium durch Einstülpung des Entoblasts erreicht worden ist, machen sich zwei durch Grösse ausgezeichnete Zellen am Urmundrand bemerkbar, welche ihren ursprünglichen Platz verlassend sich zwischen Ektoblast und Entoblast einschieben. Während die beiden primitiven Körperschichten auseinanderweichen und so einen Zwischenraum entstehen lassen, vermehren sich die beiden Zellen

„die Urzellen des Mesoderms“, durch Theilung zu einem Zellenhaufen, dessen Elemente sich in dem Zwischenraum ausbreiten, bis sie einzeln oder in kleineren Gruppen überall zwischen den beiden primären Keimblättern zerstreut sind. Auf diese Weise entsteht ein typisches Mesenchym, welches die Muskeln, die stern- oder spindelförmigen Zellen des Körperparenchyms und nach Hatschek auch die Geschlechtsorgane (?) liefert.

Hatschek nennt den Raum zwischen Ektoblast und Entoblast die Leibeshöhle und giebt an, dass sie continuirlich in die Leibeshöhle der Pedicellina übergehe. Indessen haben denn die endoprocten Bryozoen überhaupt eine Leibeshöhle? Wir glauben diese Frage auf Grund der vorliegenden Literaturangaben verneinen zu müssen. Die Schilderungen, welche Kowalevsky (18), Salensky (24), Vogt (25), Nitsche (22) und O. Schmidt (23) von Loxosoma und Pedicellina geben, stimmen darin überein, dass der schmale Raum zwischen dem Darm und dem Integument des kelchförmigen Körpers von spindeligen und verästelten Zellen durchsetzt wird, welche namentlich bei den Loxosomen ein schönes „schwammartiges (Schmidt) Netzwerk“ erzeugen (Taf. II Fig. 7). Ein solches Zellennetz ist nur möglich, wenn eine gallertige Grundsubstanz vorhanden ist, deren Existenz auch für Pedicellina von Nitsche, für Loxosoma von Nitsche, Vogt und Salensky mit Bestimmtheit behauptet wird. Beide Organismen gehören somit zu den parenchymatösen Thieren.

Wie in der Entwicklung eines Mesenchyms und in dem primären Mangel einer Leibeshöhle, so geben die endoprocten Bryozoen auch in der Beschaffenheit der Muskulatur ihre Zugehörigkeit zu den Pseudocoeliern zu erkennen. Die Muskeln (Taf. II Fig. 7 *mm*) sind contractile Faserzellen, welche meist einkernig sind und entweder isolirt oder zu kleineren Bündeln vereint verlaufen; sie entwickeln sich aus den in der Gallerte verbreiteten Zellen des Mesenchyms. Häufig sind die Muskelfasern an ihren Enden verästelt (Schmidt, Hatschek) oder zu Netzen vereint (Hatschek, Nitsche), wodurch sie mit den Muskelfasern der Ctenophoren eine grosse Aehnlichkeit gewinnen. Um sich hiervon zu überzeugen, vergleiche man die Abbildungen Oskar Schmidt's und Nitsche's mit den von uns und Andern für die Ctenophoren gegebenen.

Im Gegensatz zu den Endoprocten geben uns die Ektoprocten, die zweite Hauptabtheilung der Bryozoen, wenig Anhaltspunkte zur näheren Bestimmung ihrer organologischen Stellung.

Es ist schon ein Uebelstand, dass die ersten uns hier ganz besonders interessirenden Stadien der Entwicklung wie überhaupt fast alle im Inneren des Embryo und der Larve sich vollziehenden Veränderungen durchaus unaufgeklärt sind trotz der zahlreichen und umfangreichen Untersuchungen, welche erst neuerdings von Barrois (16) veröffentlicht wurden. Dazu kömmt dann weiter, dass uns auch das rechte Verständniss für die Bryozoen-Anatomie fehlt, wie dies sofort bei einer näheren Betrachtung der Leibeshöhle klar wird. Die Leibeshöhle ist ein weiter Raum zwischen Darm und Körperwand, nach der Allman-Leuckart'schen Auffassung, welcher wir übrigens nicht beipflichten, zwischen Polypid und Cystid; sie wird von einem besonderen Epithel ausgekleidet, welches bei manchen Arten, z. B. den Süsswasserbryozoen (Nitsche), flimmert und stets die zwischen Darm und Leibeswand ausgespannten Muskeln etc. überzieht. In den Raum hinein fallen die reifen Geschlechtsproducte, nachdem sie in den Wandungen entstanden sind, während dieselben bei den Loxosomen und Pedicellinen in besonderen drüsigen Organen erzeugt und mittelst besonderer Ausführgänge direct nach aussen befördert werden.

Haben wir hier ein Schizocoel nach Art der Mollusken oder ein Enterocoel wie bei den Chaetognathen oder endlich eine Bildung sui generis, vielleicht eine Ektodermeinstülpung vor uns, welche zu der Entwicklung der Geschlechtsorgane in Beziehung steht? Wir wagen diese Frage, welche selbst unter den besten Kennern der Bryozoenorganisation eine verschiedene Beantwortung finden möchte, nicht genauer zu erörtern, da hierüber durchaus keine entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen vorliegen. Wir beschränken uns auf die Bemerkung, dass ein Vergleich mit den Endoprocten zur Frage anregt, ob nicht die Leibeshöhle der Ektoprocten eine ausgedehnte Genitaldrüse ist.

Als einziges Moment, welches für eine Verwandtschaft mit den übrigen Pseudocoeliern spricht, bleibt uns der Charakter der Muskeln übrig; dieselben sind einzellige, einkernige Fasern, welche isolirt verlaufen und sich häufig an den Enden verästeln.

2. Die Rotatorien.

Bei der Bestimmung der Stellung der Rotatorien können wir uns auf keine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen berufen. Denn die ausführlichste und neueste Arbeit über diesen Gegenstand giebt uns, wie es bei den Schwierigkeiten, welche einer ge-

nauen Untersuchung entgegenstehen, leicht verständlich ist, über die sich im Inneren des Embryo abspielenden Vorgänge durchaus unzureichende Aufschlüsse (Salensky) (14). Bei der Frage nach der morphologischen Bedeutung des Mesoderms sind wir daher zur Zeit einzig und allein auf die Beurtheilung des Baues der entwickelten Thiere angewiesen.

Die Muskeln erinnern an die Muskeln der Bryozoen; als isolirte Fasern, bald glatt bald quer gestreift, an ihren Enden nicht selten verästelt (Leydig) (12), wie bei Trochosphaera (Semper) (15), Floscularia (Grenacher) (11), durchsetzen sie den ansehnlichen Raum, welcher Darm und Körperwand von einander trennt, und in welchem die übrigen Organe, Ganglion, Geschlechtsorgane, Wassergefässe lagern. Dieser Raum ist die Leibeshöhle der Autoren; zur näheren Charakteristik derselben fügen wir noch hinzu, dass sie von keinen besonderen Wandungen begrenzt wird, sondern sich zwischen das ektodermale Epithel der Körperoberfläche und das entodermale Epithel des Darmcanals einschiebt. Sie kann daher weder als Enterocoel noch als ein Schizocoel gedeutet werden, da sie weder eine epitheliale Auskleidung besitzt, noch auch einen Spalt im Mesoderm vorstellt; sie ist ein Blastocoel, wenn anders sie nicht überhaupt nach Analogie mit den Pedicellinen durch Gallerte vollständig ausgefüllt ist.

Bei den Rotatorien begegnen wir ferner einer Form des Wassergefässsystems, die sonst nur noch bei den Plattwürmern vorkömmt und vielleicht ebenfalls als ein Merkmal der Pseudocoelier angesehen werden kann. Zwei longitudinale Hauptstämme münden in eine nach aussen sich öffnende contractile Blase; sie sind mit je 4 feinen Nebenästen besetzt, welche nach dem Innern des Körpers hin mit Flimmertrichtern enden. Aus der Existenz der Flimmertrichter auf die Existenz einer Leibeshöhle zu schliessen, dürfte nicht ganz berechtigt sein. Denn bei den Plattwürmern fehlt eine Leibeshöhle und sind Trichter vorhanden, welche hier mit äusserst feinen Gewebsspalten communiciren; flimmernde Stomata sitzen auch an den Gastrovascularcanälen der Ctenophoren und grenzen hier direct an die gallertige Grundsubstanz des Körpers.

Rotatorien und Bryozoen (besonders die Endoprocten) haben, wie dies schon häufig betont worden ist, Vieles gemeinsam. Vom Standpunkt der Blättertheorie aus beurtheilt sind sie aus zwei Epithellamellen aufgebaut, zwischen denen isolirte Zellen mit-

ten inne liegen und zum Theil zu Muskeln, zum Theil wohl auch zu Nerven differenzirt sind. Die isolirten Zellen stellen ein Mesenchym dar, welches wohl bei keinem anderen Thier sich dauernd durch eine so einfache Beschaffenheit auszeichnet.

3. Die Plathelminthen.

Einen sicheren Boden gewinnt unser Urtheil in der Gruppe der Plathelminthen, bei denen wir mit den zweifellos ursprünglichsten Formen, den Turbellarien, beginnen. Entwicklungsgeschichtliches lässt sich zwar auch hier wenig berichten, um so wichtigere Aufschlüsse erhalten wir beim Studium der Anatomie.

Die erste Anlage der mitleren Körperschichten würde nach den neuerdings veröffentlichten Beobachtungen von Hallez (30) am meisten an die Verhältnisse der Mollusken erinnern. Vier Zellen, ihrer Entstehung nach mit dem Entoblast näher als mit dem Ektoblast verwandt, schieben sich zur Zeit des Gastrulastadiums zwischen beide Keimblätter ein und vermehren sich zu einer mittleren Zellenmasse, einem Mesenchym, aus welchem die Bindesubstanz, die Muskeln und sogar das Nervensystem hervorgehen sollen.

Später sind die Turbellarien parenchymatöse Thiere, bei denen ausser den Lumina der Darmdivertikel keine grossen Hohlräume existiren. Auf einem Querschnitt durch eine Planarie (Taf. I Fig. 1) sind Muskeln, Bindesubstanz und die in sie eingebetteten Geschlechts-Organe, Darmverästelungen, Ganglien und Nervenstränge so dicht in und an einander gefügt, dass kaum hier und da kleine Spalträume übrig bleiben. Am leichtesten sind solche Spalträume noch im Umkreis der Darmverästelungen zu sehen, wo überhaupt das Gewebe eine lockere Beschaffenheit annimmt. So ist es auch bei der neuen von v. Jhering (32) entdeckten Graffilla muricicola und einer von Lange (35a) beschriebenen mit der Graffilla nahe verwandten parasitischen Turbellarie. Das System der Bindegewebslücken scheint bei vielen Landplanarien den Angaben Moseley's (37) zu Folge viel ansehnlicher zu sein, so dass der englische Forscher von einer Leibeshöhle spricht; auch von anderen Forschern, so namentlich von Graff (28), welcher ein sehr umfangreiches Turbellarienmaterial untersucht hat, wird angegeben, „dass das verästelte, netzartig anastomosirende Balkenwerk der Bindesubstanz bald dick, mit der Neigung breite, zusammenhängende Platten zu bilden, bald spärlich und dünn sei, so dass sich alle

Uebergänge von scheinbaren Acoelomiern zu unzweifelhaften Coelomaten vorfinden" eine Ansicht, welche von Claus (157[a]) in seinem Lehrbuch angenommen worden ist. Wir wollen hier nicht die Berechtigung dieser Benennung erörtern, weil wir später hierauf noch einmal zurückkommen werden, sondern beschränken uns darauf, das principiell Wichtige festzustellen. Da kann es denn nicht zweifelhaft sein, dass das als Leibeshöhle gedeutete Lückensystem der Planarien mit dem von Anfang an einheitlichen Hohlraum der Chaetognathen nichts zu thun hat, wohl aber mit den lacunären Hohlräumen der Schnecken auf gleiche Stufe gestellt werden muss. Aehnlich den Lymphräumen höherer Thiere sind es beidesmal Lücken und Spalten im Mesenchym.

Mit den Schnecken theilen ferner die Plattwürmer die Beschaffenheit der Muskelfasern. (Taf. I Fig. 1). Diese sind kernhaltige contractile Faserzellen, keine Primitivbündel oder Blätter, entstanden aus Aneinanderfügung einzelner Fibrillen. Die contractile Substanz ist in langen Fäden abgelagert, denen, so weit wir auf Schnitten und durch Maceration mittelst Salpetersäure erkennen konnten, die Muskelkörperchen einzeln äusserlich angefügt sind. Letztere bilden daher nicht, wie es sonst der Fall zu sein pflegt, als Marksubstanz die Axe der Faser. Von besonderem Interesse ist es, dass auch wieder die Verästelungen an den Muskelfaserenden zur Beobachtung gelangen, wie sie bei den aus dem Mesenchym hervorgegangenen Faserzellen der Ctenophoren, vieler Mollusken, Bryozoen und Rotatorien aufgefunden werden. Sie wurden zuerst von Hallez (30) nachgewiesen, dessen Angaben wir mehrfach haben bestätigen können.

Die Muskelfasern (*mm*) liegen einzeln oder zu kleinen Bündeln vereint in der Bindesubstanz, indem sie 4 verschiedene Verlaufsrichtungen einhalten. Dicht unter der Basalmembran des Epithels finden sich zwei Systeme feiner Fäserchen, die im Allgemeinen von links nach rechts verlaufen, aber derart angeordnet sind, dass sie sich unter stumpfen Winkeln schneiden; sie sind so unscheinbar bei unseren Süsswasserplanarien, dass wir sie nur auf die Autorität Moseley's hin, welcher sie bei anderen Planarien viel stärker entwickelt antraf, für Muskelfasern erklären. Darauf folgt eine Lage longitudinaler Faserbündel. Alle übrigen Muskeln durchsetzen das Körperparenchym entweder in dorsoventraler oder in querer Richtung, indem sie dabei gegenseitig ihren Lauf sowie den Lauf der subepidermoidalen Muskelfasern kreuzen. In Folge der

vielfältigen Muskeldurchkreuzung ist der Körper der Planarien ein nach allen Richtungen hin contractiles Parenchym.

So sprechen zwei wichtige Punkte im Bau der Plattwürmer, der Mangel des Enterocoels und die Beschaffenheit und Anordnung der Muskeln zu Gunsten der auch entwicklungsgeschichtlich begründeten Ansicht, dass die mittlere Körperschicht als Mesenchym oder Secretgewebe angelegt wird. Wahrscheinlich wird sich hierzu noch ein drittes dem Nervensystem entnommenes Merkmal hinzugesellen, das wir hier etwas eingehender erläutern wollen.

Bei den in unseren Bächen so häufigen Süsswasserplanarien haben zahlreiche neuere Forscher (Ratzel (106), Moseley (37) u. A.) auch mit Anwendung der modernen Untersuchungsmethoden vergeblich nach einem Nervensystem gesucht. Hallez (30) (p. 14), dem es ebenfalls so ergangen ist, äussert sich darüber folgendermaassen. „Ich habe niemals die geringste Spur des Nervensystems auf den Schnitten, welche ich durch Planaria fusca und Pl. nigra, Dendrocoelum und Rhynchodesmus terrestris gelegt habe, finden können. Es scheint daher heutzutage sicher bewiesen, dass die Land- und Süsswasserplanarien kein localisirtes Nervensystem besitzen.“ Wir haben daher die Süsswasserplanarien selbst untersucht (31) und sind dabei zu Ergebnissen gelangt, welche die Anwesenheit eines Nervensystems, freilich eines unvollkommen localisirten, darthun. Der als Centralorgan zu deutende Theil des Nervensystems lagert vor dem Schlund, mitten zwischen der dorsalen und ventralen Fläche des Körpers, mit den beiden Augenflecken etwa auf gleicher Höhe. Er ist eine Anhäufung einer fein faserigen, körnigen Masse, welche von der Umgebung nicht scharf abgegrenzt ist (Taf. I Fig. 1 *N*), in dorsoventraler Richtung wird er von zahlreichen Zügen von Muskelfasern durchsetzt, welche durch die Lagerung des Nervensystems nicht im mindesten in ihrer Anordnung bestimmt werden und nicht weniger häufig sind als zu beiden Seiten des Nervensystems. Dem letzteren wird dadurch noch mehr der Charakter eines in sich abgeschlossenen Organs genommen, was besonders an Schnitten auffällt, welche parallel der Richtung der dorsalen und ventralen Fläche geführt worden sind; hier sieht man, wie die faserigen Züge des Nervensystems durch grössere und kleinere Inseln anderweitiger Gewebe *(mm)* unterbrochen werden (Taf. I Fig. 1 u. Fig. 7). Damit hängt es ferner zusammen, dass es unmöglich ist an Planarien, welche mit Salpeter-

säure behandelt sind, das Centralnervensystem zu präpariren. Vom Auge ausgehend haben wir unter dem Präparirmicroscop den ganz ansehnlichen Nervus opticus bis an das Centralnervensystem heran verfolgt; suchten wir aber dieses weiter darzustellen, so erhielten wir nichts als ein Netz feinfaseriger, unter einander anastomosirender Stränge, welche sich vom N. opticus in ihrem Aussehen nicht unterschieden.

Am meisten macht das Nervensystem den Eindruck einer compacten Masse auf gewöhnlichen Querschnitten, d. h. Schnitten, die senkrecht zur Längsaxe in dorsoventraler Richtung angefertigt werden, weil man dann die dorsoventralen Muskelzüge parallel schneidet. (Taf. I Fig. 1 *N*). Der Durchschnitt des Nervensystems hat eine ovale Gestalt; in der Mitte am breitesten verschmälert er sich beiderseits, so dass es unmöglich ist ein linkes und rechtes Ganglion und eine beide verbindende Commissur zu unterscheiden.

Von dem beschriebenen Centralorgan aus steigen zwei Nervi optici in einem nach aussen convexen Bogen aufwärts zu den Augen; vier feine Nervenästchen verlaufen nach vorn und zwei sehr starke Stämme nach hinten; letztere sind auf Querschnitten häufig in zwei oder 3 Bündel getheilt, indem sie ebenfalls von anderweitigen Gewebselementen durchsetzt werden. In ihrer feineren Structur verhalten sich alle Theile des Nervensystems, periphere wie centrale, ganz gleich. Sie sind ein Geflecht feinster Fäserchen untermischt mit spärlichen bi- und tripolaren Zellen; ausserdem sind die einzelnen Stränge auf ihrer Oberfläche mit einer Lage von Zellen bedeckt, deren Natur wir nicht näher untersucht haben, welche aber wohl Ganglienzellen sind, da sonst das Nervensystem ausserordentlich arm an Nervenzellen sein müsste.

Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei den Landplanarien wiederzukehren, bei denen Moseley (37) sich ebenfalls vergeblich nach einem Nervensystem umgethan hat. Kennel (33) ist hier glücklicher gewesen. Er erkannte die schon früher beschriebenen Seitenstränge (primitive vascular system Moseley's) als „Längsnerven, die sich im Kopftheil zu einem wohl ausgebildeten allerdings nicht bindegewebig scharf abgegrenzten aber deutlich zweilappigen Gehirn vereinen.“ „Im Verlauf der Seitennerven“, heisst es weiter, „treten äusserst zahlreiche, aber verschieden starke und nicht sehr regelmässig auf einander folgende Commissuren von einem Nerven zum andern, so dass wir hier ein wirkliches Strickleiternervensystem vor uns haben.“ Möglich ist es, dass auch bei den Süsswasserplanarien Commissuren existiren.

Bei den meisten Turbellarien endlich ist das Nervensystem

höher entwickelt und zeigt paarige durch Commissuren unter einander verbundene Ganglien, wie dies Quatrefages, O. Schmidt und neuerdings ganz besonders A. Lange (34) nachgewiesen haben. In diesen Fällen ist aber auch das Centralorgan scharf abgegrenzt und von einer besonderen bindegewebigen Kapsel umschlossen; mit der Hirnkapsel verwachsen die Muskelfasern, dringen aber nicht mehr in das Innere des Centralnervensystems hinein.

Wir haben also bei den Turbellarien verschiedene Stufen in der Ausbildung des Nervensystems vor uns; in dem einen Falle, bei den Land- und Süsswasser-Planarien, zeigt es einen diffuseren Charakter und ist unvollkommen centralisirt; im anderen Falle, bei den dendrocoelen Meeresbewohnern, ist eine Centralisation eingetreten. Soweit würden die Verhältnisse nichts Auffälliges haben, da ja in der Classe der Zoophyten uns genügende Beispiele geringerer und grösserer Centralisation bekannt sind; sie gewinnen aber sofort an Bedeutung, wenn wir bedenken, dass bei den Planarien ein gering centralisirtes Nervensystem im Mesoderm gelegen ist. Ein derartiger Zustand ist von keinem Thier bekannt. Wo in der Abtheilung der Würmer und Echinodermen das Nervensystem auf einer niedrigen Entwicklungsstufe verharrt, äussert sich dies in der ektodermalen Lagerung. Bei den Sagitten, vielen Anneliden sind das obere und das untere Schlundganglion sammt der Kette der Bauchganglien noch im Ektoderm gelegen, im Uebrigen aber fast vollkommen wie bei den Formen entwickelt, bei denen sie in das Mesoderm gerückt sind; wir finden also, dass das Nervensystem in den Fällen, wo bisher sein ektodermaler Ursprung auf vergleichend anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Wege nachgewiesen worden ist, schon im Ektoderm ein Centralorgan bildet, ehe es in das Mesoderm überwandert.

Wenn wir diese Verhältnisse vergleichend betrachten, so liegt die Frage nahe: Stammt das Nervensystem der Planarien aus dem Ektoblast oder nicht vielmehr aus dem Mesenchym? Letztere Möglichkeit erscheint uns um Vieles wahrscheinlicher. Die Art wie das Centralorgan von anderweitigen mesodermalen Gewebsbestandtheilen, Muskelfasern und Bindesubstanz, durchwachsen ist, würde bei der Annahme eines mesenchymatösen Ursprungs seine Erklärung finden, würde aber schwer verständlich sein, wenn

das Nervensystem vom Ektoblast aus in die mittlere Körperschicht übergetreten sein sollte. Die einzigen entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen Hallez's (30) sprechen ebenfalls zu Gunsten des Mesenchyms, und was die Einwürfe anlangt, welche man von allgemeineren Gesichtspunkten aus machen könnte, so haben dieselben geringere Bedeutung, als die Mehrzahl der Autoren ihnen beimisst. Bisher hat mit Recht der allgemeine Satz gegolten, dass das Centralnervensystem zu den Differenzirungen des Ektoblasts gehört. Der Satz gründete sich einerseits auf ein reiches Beobachtungsmaterial, andererseits auf allgemeine im Grossen und Ganzen auch zutreffende Erwägungen. Immerhin muss man aber hierbei im Auge behalten, dass solche Erfahrungssätze nur auf bedingte Giltigkeit Anspruch erheben können und stets gewärtig sein müssen, auf Ausnahmen und Einschränkungen zu stossen, wie denn gerade auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte viele allseitig anerkannte Verallgemeinerungen derartige Einschränkungen in den letzten Jahren erfahren haben.

Es ist nun leicht erweislich, dass fast alle Beobachtungen über den ausschliesslich ektodermalen Ursprung des Nervensystems sich auf Thiere beziehen, welche der zweiten von uns aufgestellten Gruppe angehören; bei den übrigen, speciell den Mollusken und Plattwürmern, lauten die Angaben widersprechend und nur bei den Bryozoen und Rotatorien wird übereinstimmend das Nervensystem vom Ektoderm abgeleitet.

Auch die theoretischen Erwägungen gründen sich auf Voraussetzungen, welche nicht für alle Thiere in gleicher Weise zutreffen. Das Ektoderm gilt als Ausgangspunkt für die Bildung des Nervensystems, weil es seiner Lage nach die Beziehungen zur Aussenwelt unterhält und die Sinnesorgane entwickelt. Indessen im Anschluss an die Sinnesorgane entsteht immer nur ein Theil des Nervensystems, ein anderer Theil steht von Anfang an in Beziehung zur Muskulatur. Nur für den ersteren gelten die Erwägungen über die Nothwendigkeit eines ektodermalen Ursprungs, für den letzteren nicht; dieser wird sich vielmehr unter Umständen auch aus den die Muskeln liefernden Körperschichten hervorbilden können, als welche wir im vorliegenden Fall unzweifelhaft das Mesenchym anzusehen haben. Wenn wir nun weiter berücksichtigen, dass die Gruppe der Plattwürmer mit Sinnesorganen kärglicher als andere Thierabtheilungen ausgestattet ist, so wäre es wohl denkbar, dass hier die Verhältnisse, welche in anderen Fällen die

Entwicklungsweise des Nervensystems beherrschen, nicht vorgelegen haben.

Inwieweit die von uns vorgetragenen Erwägungen berechtigt sind, kann nur durch weitere Beobachtungen entschieden werden, wir glaubten sie hier einflechten zu müssen, weil sie für die Auffassung, welche wir über die Entwicklung des Nervensystems der Mollusken ausgesprochen haben, weitere Stützpunkte liefern und in Aussicht stellen, dass in der Genese des Nervensystems ein neues für die Pseudocoelier charakteristisches Merkmal gegeben sei. Um demselben zunächst einmal einen bestimmten Ausdruck zu verleihen, bemerken wir nur noch, dass in der Abtheilung wahrscheinlich der motorische Theil der Centralorgane im Anschluss an die Muskulatur aus dem Mesenchym, der sensorielle Theil im Anschluss an die Sinnesorgane aus dem Ektoderm stammt. Je nachdem der eine oder der andere überwiegt, wird das Bild der Entwicklungsgeschichte verschieden ausfallen und entweder einen mesenchymatösen oder ektodermalen oder einen gemischten Ursprung andeuten.

Wie in so vielen Punkten, so würden auch in dieser Hinsicht die Thiere des mesenchymatösen Typus den Ctenophoren gleichen. Die Nerven der Ctenophoren sind im Secretgewebe und im Ektoderm diffus verbreitet; würde eine Centralisation des Nervensytems eintreten, so würde dieselbe schliesslich zu einer Vereinigung mesenchymatöser und ektodermaler Theile in einem Centralorgan führen.

Nachdem wir die Turbellarien eingehender besprochen und sie nach dem Verlauf ihrer Entwicklung, dem Bau ihrer Muskeln und ihres Nervensystems und nach dem Mangel eines Enterocoels als ächte Pseudocoelier erkannt haben, brauchen wir bei den Trematoden und Cestoden nur kurz zu verweilen, da zweifellos diese Thiere nichts sind als parasitisch rückgebildete Turbellarien. Dem entsprechend finden wir bei ihnen denselben parenchymatösen Habitus des Körpers, die gleiche Anordnungsweise der Muskeln und des Nervensystems wieder. Dabei liefern uns die Trematoden durch den Bau der Ganglien, die in Folge der Entwicklung der Saugnäpfe zur Innervirung derselben neu entstanden sind, interessante Beispiele, wie sich aus Zellen des Mesenchyms Ganglien hervorbilden. Nach den Angaben Lang's (35), auf welche wir uns bei der vorgetragenen Ansicht stützen, sind im Gewebe der Trematoden isolirte Ganglienzellen weit verbreitet, an der Basis der Saugnäpfe aber zu besonderen „Saugnapfganglien“ angehäuft.

Es kann vorkommen, dass das Saugnapfganglion z. B. bei den Distomen „entschieden viel mehr und grössere Ganglienzellen enthält als das Hirn". Dass die Saugnapfganglien nicht vom Ektoderm abstammen, lässt sich bei ihrem Bau wohl kaum bezweifeln, auch wenn der entwicklungsgeschichtliche Nachweis noch nicht geliefert worden ist.

Während so im Allgemeinen die Cestoden und Trematoden dasselbe lehren, was wir schon von den Turbellarien wissen, können sie in Bezug auf ein Organ, das Wassergefässsystem, zu einer Vervollständigung unserer Anschauungen beitragen. Es kommen zwar höchst wahrscheinlich Wassergefässe auch bei den Turbellarien vor, allein sie sind hier wenig bekannt und wahrscheinlich auch schwer zu beobachten, so dass in der Neuzeit sogar ihre Existenz zumeist in Abrede gestellt wird. Dagegen sind diese Organe bei den parasitischen Plattwürmern wiederholt und sehr genau untersucht worden, kürzlich erst wieder von Bütschli (26) und von Fraipont (27), dessen Angaben wir uns im Folgenden anschliessen werden.

Das Wassergefässsystem der Trematoden und Cestoden setzt sich aus wenigen Hauptstämmen zusammen, welche sich zu einer contractilen Blase vereinigen und mittelst derselben nach aussen münden. Von den Hauptstämmen gehen zahlreiche Seitenäste ab, die viel feiner wie jene sind, bis an ihr Ende ein gleichmässiges Lumen trotz häufiger Verästelungen beibehalten und unter einander durch netzförmige Anastomosen vereinigt sind. An ihren Enden tragen die feinen Canäle eine kleine seitliche Oeffnung, an der ein lebhaft undulirendes Wimperläppchen sitzt; sie treten auf diese Weise mit den Gewebsspalten in Zusammenhang, welche nach allen Richtungen hin das Mesenchym durchsetzen. Mit Recht unterscheidet Fraipont diese Form der Wassergefässe von den Segmentalorganen der Anneliden und vergleicht sie dagegen mit den Wassergefässen der Rotatorien. Mit letzteren stimmen sie in folgenden wichtigen Punkten überein: 1. Der Apparat ist aus Hauptstämmen und seitlich abgehenden feinen Nebenästen gebildet. 2. Die Flimmertrichter münden nicht in eine weite Leibeshöhle, sondern in Spalträume des Mesenchyms. 3. Das periphere Ende zeichnet sich durch einen Sammelapparat, die contractile Blase, aus. Zum Beweis, dass die verästelten Wassergefässe und die Segmentalorgane einander nicht homolog sind, lässt sich noch anführen und ist auch von Fraipont geltend gemacht worden, dass die Larven der Anneliden allein mit Wassergefässen ausgerüstet sind, dass

diese bei der Entwicklung des gegliederten Körpers rückgebildet und durch die Segmentalorgane ersetzt werden. Wir werden später noch zu begründen versuchen, dass die verästelten Wassergefässe der mesenchymatösen, die Segmentalorgane dagegen der epithelialen Gewebsbildung angehören.

Die Nemertinen endlich, die letzte Abtheilung der Plattwürmer, werden von den meisten Zoologen als Organismen angesehen, welche aus den Turbellarien durch eine höhere Entfaltung der Organisation entstanden sind. Indessen fehlt es auch nicht an Stimmen, welche wie z. B. Semper (171), Mc. Intosh (44) und Hubrecht (43) eine nähere Verwandtschaft mit den Anneliden annehmen, was unter Zugrundelegung der von uns entwickelten Anschauungen Veranlassung sein möchte, die Thiere zu den Enterocoeliern zu stellen. Wenn wir selbst auch aus Mangel eigener genauerer Untersuchungen uns nur mit Vorsicht äussern können, so halten wir es doch für viel wahrscheinlicher, dass die Nemertinen ächte Plattwürmer sind und zwar die höchst organisirten dieser Gruppe; wir stützen uns dabei auf folgende entwicklungsgeschichtliche und anatomische Merkmale.

Ueber die erste Anlage des Mesoderms fehlen alle genaueren Beobachtungen, doch wissen wir durch die Angaben Hoffmann's (42), dass bei den sich direct entwickelnden Nemertinen (Malacobdella) die mittlere Körperschicht schon frühzeitig den Charakter eines Netzwerks verästelter anastomosirender Zellen annimmt und hierin dem Secretgewebe gleicht (Taf. I Fig. 8 *a*). Dasselbe wird von Bütschli (39) für die Nemertinen mit Metamorphose behauptet. Wenn im Pilidium der Nemertes entsteht, sollen die zwischen Ektoblast und Entoblast vorhandenen verästelten Zellen die Muskulatur und die Bindesubstanz liefern. Dem widersprechen zwar Metschnikoff (46) und Barrois (38), indem sie, der erstere für das Pilidium, der zweite für die Desor'sche Larve, behaupten, dass die Muskulatur durch Delamination vom Ektoblast aus abgespalten werde, doch scheinen uns diese Angaben wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da die Delamination ein Zellbildungsvorgang ist, welcher zwar häufig beschrieben, niemals aber mit Sicherheit nachgewiesen worden ist.

Wenn wir den Bau der entwickelten Nemertine in Augenschein nehmen, so ist für uns in erster Linie der Mangel der Leibeshöhle von Bedeutung. Es ist wahr, dass auch hierüber die Mittheilungen in der Literatur zu keinen übereinstimmenden Resultaten geführt haben, indem manche Forscher eine Leibes-

höhle vermissen, wo andere eine solche beschreiben. Mc. Intosh zeichnet weder eine Leibeshöhle, noch thut er derselben in seiner Schilderung Erwähnung. Hoffmann und Kennel (45) geben sogar mit Bestimmtheit an, dass die Malacobdellen und Landnemertinen parenchymatöse Thiere seien. Dagegen sprechen Barrois, Graff (40) und Hubrecht wiederum von einer Leibeshöhle. Allein wer die Abbildungen der letztgenannten Autoren vergleicht, wird auf ihnen vergebens nach einem weiten Spalt zwischen Darm und Körperwand suchen; dafür stösst man in den Schilderungen zuweilen auf die Angabe, dass die Leibeshöhle von Bindegewebe erfüllt werde, was dann mit dem Mangel der Leibeshöhle gleichbedeutend sein möchte. Für letzteres sprechen auch eigene gelegentlich an einer ganzen Anzahl von Nemertinen angestellte Untersuchungen, die überall ergaben, dass zwischen Darm und Hautmuskelschlauch sich eine Schicht von Bindesubstanz einschiebt, die beide Theile zu einer soliden Masse verbindet.

Der histologische Charakter der in zwei Längs- und einer Ringfaserschicht angeordneten Muskelfasern ist noch nicht genügend aufgeklärt. Die von uns selbst angestellten Beobachtungen sprechen, ohne jedoch die Frage zu entscheiden, zu Gunsten der Ansicht, dass mesenchymatöse Muskeln vorliegen. Als Elemente der Muskellagen ergeben sich auf Querschnitten Fasern von ansehnlicher Dicke, die in verschiedener Weise angeordnet sind. Bei der Riesennemertine Meckelia (Taf. III, Fig. 1*f*) verlaufen die Fasern bald einzeln bald in kleineren und grösseren Gruppen in der bindegewebigen Grundsubstanz. In jeder Gruppe ist gewöhnlich Faser an Faser dicht gefügt; nur selten sind sie in Kreise gestellt, so dass das Centrum jeder Gruppe frei bleibt. Eine solche ringförmige Anordnung ist dagegen bei einer nicht näher bestimmten Nemertesart (Taf. III, Fig. 2) überall erkennbar, wobei die Durchmesser der Ringe von sehr verschiedener Grösse sind. Das auf diese Weise entstehende Bild erinnert ausserordentlich an die Fibrillenbündel, welche von uns und Anderen im Mesoderm mancher Medusen und Actinien beobachtet worden sind, und könnte daher zu Gunsten der epithelialen Natur der Muskelfasern verwerthet werden. Allein wir vermochten nicht zu entscheiden, ob die Axe des Fibrillenbündels wie bei den genannten Coelenteraten von den Matrixzellen oder von Bindegewebe erfüllt sei; das würde von der grössten Bedeutung sein, da nur in dem erstgenannten Falle es sich um mehr als um eine unwichtige Aehnlichkeit der Anordnung handeln würde.

Bei den Borlasien endlich erhält man Querschnitte, auf denen Muskelfaser neben Muskelfaser lagert durch spärliche Zwischensubstanz verbunden, wie es in allen von glatten Muskelfasern gebildeten Organen der Fall ist. Nur dadurch, dass radiale Bindegewebszüge die Schicht durchsetzen, werden die longitudinalen Fasern zu grösseren Bündeln abgetheilt. Da nun auch die Abbildungen, welche Mc. Intosh, Graff, Kennel u. A. von Querschnitten durch die Körper von Nemertinen geben, es wahrscheinlich machen, dass contractile Faserzellen vorliegen, so neigen wir im Allgemeinen der Ansicht zu, dass die Nemertinen mit den Turbellarien zusammengehören und einen Theil der Pseudocoelier bilden.

Auch das Wassergefässsystem und das Nervensystem zeigen die wesentlich gleichen Verhältnisse wie bei den übrigen Plattwürmern. Die Wassergefässe folgen dem verästelten Typus; von M. Schultze entdeckt, wurden sie lange Zeit (von Graff, Hoffmann, Mc. Intosh) wieder in Abrede gestellt, bis sie in der Neuzeit von Semper (171) und Kennel (45) bestätigt worden sind; zum Unterschied von den Trematoden münden die beiden Hauptstämme des Systems getrennt durch zwei seitliche Pori; auch hat man noch keine Communicationen mit den Spalten des Mesenchyms, keine wimpernden Stomata auffinden können.

Wie sehr endlich das Nervensystem in seiner Anordnung an die Planarien erinnert, braucht hier kaum hervorgehoben zu werden; wichtiger ist es, dass auch in der feineren Structur sich unzweifelhaft eine grosse Aehnlichkeit ausspricht, worauf namentlich Hubrecht (43) aufmerksam gemacht hat. Die oberen Schlundganglien und Seitennerven bestehen aus einem faserigen Kern und einem Beleg von Ganglienzellen. Der faserige Kern wird von Muskelfasern durchbohrt; seine Structur ist eine spongiöse und „stimmt überein mit der von Lang für die Nerven der marinen Dendrocoelen beschriebenen.“ Das Alles sind weitere wichtige Instanzen zu Gunsten der von uns hier vorgetragenen Ansicht.

B. Die Abtheilung der Enterocoelier.

Wie schon im Namen „Enterocoelier“ ausgedrückt ist, wird die zweite Abtheilung der Bilaterien dadurch gekennzeichnet, dass vom Hautmuskelschlauch ausser dem Darm noch ein zweiter ursprünglich immer paariger Hohlraum umschlossen wird, welcher durch Ausstülpung aus dem Urdarm entstanden ist. Ferner begegnen wir in der Entwicklungsgeschichte der Enterocoelier ausser den

beiden primären Keimblättern der ersten Abtheilung noch zwei weiteren Keimblättern, welche sich zwischen jene trennend hineinschieben und durch Einfaltung vom Entoblast abstammen. Dadurch tritt die thierische Organisation auf eine höhere Stufe ihrer Ausbildung. Denn während bei den Bryozoen und Rotatorien, Mollusken und Plathelminthen die Differenzirung der Organe und Gewebe nur von zwei epithelialen Flächen oder Keimblättern ausgeht, sind es jetzt deren vier, welche sich sehr verschiedenartig aus- und umbilden und eine ungleich reichere Gliederung der Formen hervorrufen, als es dort möglich war. Die neu geschaffenen Epithelflächen des parietalen und visceralen Mesoblasts betheiligen sich in den meisten Fällen in sehr bedeutsamer Weise am histologischen Differenzirungsprocess und liefern die Körpermuskulatur, die Geschlechts- und Excretionsorgane. Daher hat denn auch der epitheliale Typus der Gewebsbildung über den mesenchymatösen ein entschiedenes Uebergewicht.

Zu den Enterocoeliern, deren eigenthümliche Organisationsverhältnisse wir in der Einleitung bereits an den Beispielen der Chaetognathen und Echinodermen erläutert haben, gehören die meisten und wichtigsten Thierstämme.

Wir rechnen hierher die Brachiopoden, die Enteropneusten, die Anneliden und Nematoden, die Vertebraten und die Arthropoden. Bei einem Theil derselben beobachtet man im Laufe ihrer Entwicklung mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit die Betheiligung von Aussackungen des Darmkanals an der Bildung des Mesoderms, während bei den übrigen die Verhältnisse mehr verschleiert sind. Wir beginnen mit den leichteren Fällen und besprechen daher zuerst die Brachiopoden und die Enteropneusten.

1. Die Brachiopoden.

Für die Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden sind die im Jahre 1874 veröffentlichten Untersuchungen von Kowalevsky (86) Grund legend; sie zeigen uns, dass bei vielen Arten eine typische Gastrula durch Invagination entsteht, und dass sich dieselbe in ganz ähnlicher Weise wie bei Sagitta weiter entwickelt. Der Entoblast lässt nämlich in den Urdarm zwei Falten hineinwachsen, welche denselben in einen mittleren und zwei seitliche Räume zerlegen (Taf. II, Fig. 15). Die den Mittelraum oder den secundären Darm auskleidenden Zellen bilden das Darmdrüsenblatt, die seitlichen Säcke dagegen stellen

den Mesoblast dar, dessen innere an den Darm angrenzende Schicht zum Darmfaserblatt *Me*[1] und dessen äussere den Ektoblast berührende Schicht zum Hautfaserblatt *Me*[2] wird. Der Hohlraum zwischen beiden liefert die paarige Leibeshöhle. Später streckt sich die Larve und sondert sich in drei Segmente, von welchen das hinterste keinen Theil des Darmdrüsenblattes erhält und zum Stiel wird.

Allein nicht nur die Entwicklungsgeschichte, auch das Studium der Anatomie des ausgebildeten Thieres zwingt uns die Brachiopoden in die zweite Abtheilung der Bilaterien einzureihen. So zeigt uns die Leibeshöhle auch auf späteren Stadien die besonderen Merkmale des Enterocoels; sie bleibt sehr geräumig und wird, wie Morse (89) an lebenden Thieren von Terebratulina und Rhynchonella beobachtet hat, mit einem lebhaft flimmernden Epithel ausgekleidet. In der Leibeshöhle ist das von einem Darmfaserblatt umschlossene Nahrungsrohr, welches in Oesophagus, Magen und Enddarm abgetheilt ist, durch ein dorsales und ein ventrales Mesenterium an dem Hautmuskelschlauch befestigt. Ausserdem spannen sich nach diesem noch in querer Richtung zwei hinter einander gelegene zarte membranöse Ligamente aus, von denen das eine vom Magen, das andere vom Enddarm ausgeht. Sie sind von Huxley (85[a]) als gastro-parietales und ileo-parietales Band benannt und von Gegenbaur (159) und Morse mit Recht den Dissepimenten der Würmer verglichen worden. Durch sie prägt sich die bei den Larven schon äusserlich bemerkbare Eintheilung in drei Segmente (Kopf, Rumpf und Schwanzsegment) auch innerlich aus.

Endlich macht sich die Zugehörigkeit der Brachiopoden zu unserer zweiten Abtheilung noch in dem Bau der Geschlechts- und Excretionsorgane geltend. Hoden und Ovarien sind entweder vielfach gefaltete oder traubenförmige Gebilde, welche von der Körper-Wandung aus in das Enterocoel oder in Aussackungen desselben hineinragen. Eier und Spermatozoen werden bei der Reife in die Leibeshöhle entleert, welche dadurch zu einem Genitalbehälter wird, ganz so wie bei den Chaetognathen das Schwanzsegment zur Aufbewahrung der Spermatozoen dient. Man darf daher wohl auch für die Brachiopoden vermuthen, dass die Geschlechtsproducte, was entwicklungsgeschichtlich bis jetzt noch nicht nachgewiesen worden ist, aus dem Epithel der Leibeshöhle ihren Ursprung herleiten.

Aus dem Enterocoel werden dann die Geschlechtsproducte durch

die Excretionsorgane nach Aussen geführt. Es sind dies flimmernde Röhren, die bei den meisten Arten in einem Paar, bei einzelnen in 2 Paaren angelegt sind. Sie treten mit ihrem inneren Ende durch das Ileoparietalband hindurch, wie die Schleifenkanäle der Würmer durch ein Dissepiment, und münden in das Coelom mit einem weiten in Falten gelegten Flimmertrichter. Ursprünglich für Herzen gehalten wurden sie später von Huxley (85[a]) für Excretionskanäle erklärt; dann hat Lacaze Duthiers (88) vermuthungsweise ausgesprochen und Morse mit Sicherheit nachgewiesen, dass sie auch als Oviducte dienen.

Ueber den histologischen Bau der Muskeln müssen wir stillschweigend hinweggehen, da zur Zeit genauere Untersuchungen hierüber noch fehlen.

Fassen wir Alles zusammen, so haben wir in den Brachiopoden recht typische Enterocoelier vor uns; auch lässt sich nicht verkennen, wie die bei ihnen und den Chaetognathen gleichartige Entwicklung der Leibeshöhle die ganze Anlage der übrigen Organe in ähnlicher Weise beeinflusst; hier wie dort beobachten wir einen Darm mit Darmfaserblatt, mit dorsalen und ventralen Mesenterien und mit Dissepimenten, Geschlechtsorgane, welche sich in den Wandungen des geräumigen und mit Flimmerepithel bedeckten Enterocoels gebildet haben und ihre reifen Producte in dasselbe entleeren; kanalartige Durchbrechungen der Leibeswand, welche Eier und Sperma nach Aussen leiten und bei den Brachiopoden zugleich auch noch eine excretorische Function zu besitzen scheinen. Durch so weit gehende Uebereinstimmungen könnte man selbst versucht sein, eine Verwandtschaft zwischen den zwei äusserlich so grundverschiedenen Abtheilungen anzunehmen, wie dies schon von Seiten Bütschli's (92) geschehen ist. Zu Gunsten dieser Ansicht könnte auch noch das wichtige Moment geltend gemacht werden, dass sowohl bei den Chaetognathen als auch den Brachiopoden der Körper in drei Segmente abgetheilt ist.

Wie steht es dagegen mit der früher angenommenen Verwandtschaft der Brachiopoden mit den Mollusken? Bei Beurtheilung derselben sehen wir gleichsam die Kehrseite der Beziehungen zu den Chaetognathen; bei einer gewissen äusseren Aehnlichkeit stossen wir auf eine vollkommene Unähnlichkeit der inneren Theile. Dem Schizocoel der

Mollusken fehlt ein flimmerndes Epithel, es fehlen ihrem Darmkanal die Mesenterien und die Dissepimente, ihre Geschlechtsproducte entwickeln sich nicht aus dem Epithel der Leibeshöhle und werden nicht in dieselbe entleert, sondern stellen folliculäre Drüsen dar, welche direct in eigene oft complicirt gebaute Ausführwege übergehen. Die in den Pericardialraum einmündenden Nieren dienen ausschliesslich der Excretion und werden nicht zur Ausfuhr der Geschlechtsstoffe benutzt, höchstens dass sich die Oviducte oder Vasa deferentia hie und da mit ihnen nahe an der äusseren Mündung vereinigen. Alle diese Verschiedenheiten sind schon durch den allerersten Verlauf der Entwicklung bedingt und darauf zurückzuführen, dass die Mollusken aus zwei Keimblättern und einem Mesenchym zwischen denselben, die Brachiopoden aber aus vier Keimblättern entstehen. In wie hohem Maasse die Aehnlichkeit zwischen beiden Abtheilungen eine rein äusserliche ist, das lässt sich selbst aus der Lage und feineren Structur der Schalen darthun. Denn während die Mollusken eine linke und eine rechte Schale haben, besitzen die Brachiopoden eine dorsale und eine ventrale. Auch ist die histologische Structur der beiderlei Schalen eine ganz verschiedene.

Nach diesen Auseinandersetzungen versteht es sich ganz von selbst, dass die Brachiopoden von den Mollusken abgetrennt werden müssen, und dass beide vollkommen verschiedene Entwicklungstypen repräsentiren. Es ist das Verdienst von Steenstrup (90) dies zuerst und zwar schon im Jahre 1847 erkannt und eine Verbindung der Brachiopoden mit den Anneliden gesucht zu haben. Unabhängig von ihm hat neuerdings Morse denselben Weg eingeschlagen und hat, man kann sagen, die Frage zur Entscheidung gebracht, indem er mit vielem Geschick und bis in's Einzelne die Anatomie der Brachiopoden mit derjenigen der Mollusken und Würmer verglichen und hierbei überall Verschiedenheit von den Mollusken und Uebereinstimmung mit den Anneliden nachgewiesen hat. Auch Gegenbaur nimmt den Standpunct von Steenstrup und Morse ein und bemerkt in der 2ten Auflage seines Grundrisses (159), dass die Brachiopoden mit den Mollusken wenig mehr als den Besitz einer vom Molluskengehäuse noch dazu ganz differenten Schale gemein haben und eine kleine und eng abgegrenzte Abtheilung bilden, die ihren Ursprung zum Stamme der Würmer, speciell der Chaetopoden, zurück verfolgen lässt.

2. Die Enteropneusten.

Eine zweite Thierabtheilung, von welcher mit aller Sicherheit nachgewiesen worden ist, dass Ausstülpungen des Darmkanals die Grundlage für das Mesoderm abgeben, sind die Enteropneusten, deren Entwicklungsgeschichte Metschnikoff (98), Agassiz (96) und Spengel (99) untersucht haben.

Verhältnisse liegen hier vor, die eine frappante Aehnlichkeit mit der Entwicklung der Echinodermen darbieten. Es entsteht eine Larve, die Tornaria, welche einer Asteridenlarve auffallend gleicht und daher auch von Joh. Müller, ihrem Entdecker, für eine solche ausgegeben wurde (Taf. I Fig. 5). Ektoblast und Entoblast sind von einander getrennt durch ein reichliches Mesenchym mit sternförmigen Zellen, von welchen einzelne sich zu contractilen Faserzellen differenziren, die während des Larvenlebens Veränderungen der Oberfläche bewirken können. Wie bei den Echinodermen stülpen sich dann aus dem Enddarm ein linkes und ein rechtes Bläschen (*c*) aus „die lateralen Scheiben", welche dem Darmkanal dicht anliegen und einen kleinen Hohlraum enthalten. Von den Bläschen schnüren sich noch, wie Metschnikoff vermuthet, nach vorn zwei Zellenmassen ab, welche plattgedrückt sich den beiden Seiten des Magens dicht anschmiegen, solid sind und als laterale Platten (*h*) bezeichnet werden. Später umwachsen die beiden Paare von lateralen Zellenmassen den Darmkanal, wobei sich ihre innere Schicht in das Darmfaserblatt und die äussere in das Hautfaserblatt, welches die Muskeln liefert, umwandelt. Aus dem vorderen Paar geht die Leibeshöhle des Kragens und aus dem hinteren Paar die Leibeshöhle des Rumpfes hervor.

Wenn wir jetzt noch einen Blick auf die Anatomie des ausgebildeten Thieres werfen, über welche uns Kowalevsky (97) berichtet, so treten hier die Beziehungen zu den Enterocoeliern weniger deutlich hervor, was zum Theil vielleicht daran liegt, dass unsere Kenntniss vom Bau noch nicht erschöpfend genug ist. Doch mag wenigstens der Punkt hervorgehoben werden, dass beim Balanoglossus der Darmkanal am Hautmuskelschlauch durch ein dorsales und ein ventrales „mesenterialartiges Suspensorium ganz in derselben Weise wie wir es bei den meisten Anneliden antreffen", befestigt ist. Durch dieselben wird auch die Längsmuskulatur in der Mittellinie abgetheilt. Ausserdem spannen sich noch bindege-

webige Züge zwischen Darm- und Körperwand aus, wodurch jedenfalls das ursprüngliche Verhältniss wieder eine Abänderung erfahren hat.

3. Die Anneliden.

Während es bei den Chaetognathen und Brachiopoden, den Echinodermen und Enteropneusten durch den Verlauf ihrer Entwicklung über allen Zweifel sicher gestellt ist, dass wir es mit Enterocoeliern zu thun haben, bereitet uns bei den Anneliden die Entscheidung der Frage, ob sie gleichfalls zu dem zweiten Typus der Bilaterien zu rechnen sind, viel grössere Schwierigkeiten. Denn soweit bis jetzt ihre Entwicklung bekannt geworden ist, haben sich in keinem Falle hohle Ausstülpungen des Urdarms nachweisen lassen. Damit ist nun aber keineswegs die Frage in negativem Sinne entschieden, da wir ja wissen, wie häufig im Verlauf der Entwicklung Organe, die ihrer Bestimmung und ihrer ursprünglichen Genese nach hohl sein sollten, als solide Zellenmassen angelegt werden. Im Folgenden wird es also unsere Aufgabe sein zu entscheiden, ob etwa bei den Anneliden derartig abgeänderte Verhältnisse vorliegen könnten. Zu dem Zwecke haben wir erstens die Entwicklungsgeschichte darauf zu untersuchen, ob überhaupt den Urdarmdivertikeln der Enterocoelier vergleichbare Bildungen angelegt werden, und zweitens haben wir die Anatomie und Histologie des ausgebildeten Thieres zu berücksichtigen und zu prüfen, in wie weit hier ähnliche Verhältnisse wiederkehren, wie sie für Chaetognathen, Echinodermen etc. als typisch hingestellt werden konnten.

Die Entwicklung der Anneliden ist bei einigen Arten mehr eine indirecte, bei anderen wiederum mehr eine directe. Die erstere findet sich namentlich bei Meeresanneliden, deren Larven längere Zeit ein pelagisches Leben führen, während die zweite gewöhnlich an solchen Eiern eintritt, welche in derbe Coccons eingeschlossen sind.

Bei der indirecten Entwicklung, mit welcher wir beginnen wollen, sind zwei verschiedene Processe der Mesodermbildung zu unterscheiden. (Taf. I Fig. 6.) Nach Ablauf des Gastrulastadiums kommt es zur üppigen Ausbildung eines Mesenchyms zwischen den beiden primären Keimblättern, welche in Folge dessen durch einen weiten, theils mit Gallerte theils mit Flüssigkeit erfüllten Zwischenraum von einander ge-

trennt werden. In der Gallerte liegen sternförmige Zellen (*a*) und aus diesen haben sich hie und da auch einzelne Muskelfasern (*mm*) entwickelt, welche wieder ihrem Ursprung gemäss uns das genugsam bekannte Bild zeigen. Sie sind in ihrer Mitte gewöhnlich mit einem einzigen Kern versehen und zerfallen an ihren beiden Enden pinselförmig in viele Fäden, welche hie und da sich an die Körperwandung anheften und bei der Contraction Einziehungen derselben bewirken müssen. In der Mitte des Mesenchyms liegt der Darm, dem ein Darmfaserblatt und Mesenterien fehlen, dessen Mitte zum Magen erweitert ist, und welcher durch zwei Oeffnungen, einen Mund und einen After, nach Aussen communicirt.

Derartige Annelidenlarven gewinnen eine auffallende Aehnlichkeit mit den Larven der Mollusken, was schon von vielen Forschern hervorgehoben worden und vorzugsweise durch die reichliche und gleichartige Entwicklung eines Mesenchyms bedingt ist. Während nun aber das letztere bei den Mollusken einzig und allein die mittlere Körperschicht liefert, greift bei den Anneliden in die Entwicklung ihres Mesoderms noch ein zweiter Process ein, welcher sich der Mesoblastbildung der Enterocoelier vergleichen lässt und welcher ihrem Körper die charakteristischen Eigenschaften verleiht, durch welche er sich morphologisch über den Molluskentypus erhebt. Es entstehen nämlich bei den Larven im Mesenchym die zwei sogenannten Mesoblaststreifen (Taf. I Fig. 6 *Me*), welche zu beiden Seiten des Enddarms symmetrisch zur Mittellinie zu liegen kommen und in der Nähe des Afters an den Entoblast unmittelbar angrenzen. Dieselben sind, wenn wir die Aftergegend ausnehmen, von den beiden primären Keimblättern, zwischen welche sie sich hineinschieben, überall scharf getrennt, so dass eine Entstehung durch Abspaltung vom Ektoblast oder Entoblast ausgeschlossen werden muss. (Taf. II Fig. 14 Me^1 u. Me^2). Sie setzen sich aus embryonalen Zellen zusammen, welche dicht aneinander schliessen, mehr und mehr eine epitheliale Anordnung annehmen und nicht, wie es bei der Anlage des Mesenchyms der Mollusken geschieht, sich von einander ablösen und in der Gallerte zerstreuen. In der Richtung ihrer Länge sind die beiden Mesoblaststreifen sehr ungleichmässig entwickelt; während sie nach dem Kopfende der Larve zu schon sehr weit differenzirt sein können, behalten sie nach dem Schwanzende zu immer mehr einen embryonalen Charakter bei und enden schliess-

lich mit einer indifferenten Wucherungszone, durch welche lange Zeit das Längenwachsthum vermittelt wird.

Bei den meisten Anneliden (Taf. II Fig. 17 u. 18) ist die Wucherungszone sehr schmal und beginnt nach Hatschek (102 u. 103) jederzeit mit einer einzigen grossen Zelle, der sogenannten „Urzelle des Mesoderms", welche dem Entoderm am After dicht anliegt. Auf sie folgen kleinere Zellen, welche erst in einer, dann in mehreren Reihen angeordnet sind. Mit der weiter fortschreitenden Differenzirung werden die beiden Mesoblaststreifen nach vorn immer breiter, und ihre Zellen sind deutlich in zwei Blättern gesondert, die dorsal und ventral in einander umbiegen. Bald tritt dann zwischen den beiden Blättern ein Spaltraum auf, so dass ein jeder Mesoblaststreifen zu einem rings geschlossenen, von einem einschichtigen Epithel ausgekleideten Sacke (Taf. II Fig. 14) wird. Die Mesoblastsäcke der beiden Seiten vergrössern sich nun und umwachsen vollständig den Darmkanal, wobei sich das viscerale Blatt dem Entoblast, das parietale dem Ektoblast fester anlegt (Taf. II Fig. 16). Wenn zuletzt in der dorsalen und ventralen Mittellinie die Wandungen der beiden Säcke aufeinandertreffen, verschmelzen sie untereinander und bilden zwei Mesenterien (*ld* u. *lv*), durch welche der Darmkanal an dem Hautmuskelschlauch befestigt und das Coelom *(c)* in eine linke und rechte Abtheilung zerlegt wird. Ferner ist noch zu bemerken, dass bei den Anneliden die beiden Mesoblastsäcke sich nicht als einheitliche Räume erhalten, sondern schon frühzeitig von vorn nach hinten segmentirt werden. Durch wiederholte Einschnürung zerfällt jeder Mesoblastsack (Taf. II Fig. 18) in zahlreiche kleine Säckchen, die links und rechts vom Darmkanal gelegen einander von vorn nach hinten folgen. Die auf einander stossenden Wandungen zweier Säckchen bilden die Dissepimente, welche zwischen Darm und Hautmuskelschlauch ausgespannt für ersteren ein neues Befestigungsmittel abgeben.

Von der indirecten Entwicklung der Anneliden weicht die directe Entwicklung, welche unter Anderen bei unseren Lumbriciden und Hirudineen beobachtet wird, nur darin ab, dass die Ausbildung eines Mesenchyms mehr oder minder unterbleibt und häufig nur die beiden Mesoblaststreifen allein sich zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschieben.

Wenn wir die hier kurz skizzirte Ontogenie der Anneliden überblicken, dann wird man uns gewiss darin gern beistimmen, dass die Entwicklung der paarigen Mesoblaststreifen

von der Entwicklung des Mesenchyms als ein besonderer Vorgang, welcher bei den Mollusken gänzlich vermisst wird, scharf unterschieden werden muss. Dagegen kann discutirt werden, ob die beiden Mesoblaststreifen der Anneliden den paarigen Ausstülpungen des Urdarms zu vergleichen sind, wie sie bei den Chaetognathen, Brachiopoden und namentlich bei Echinodermen nachgewiesen worden sind. Wir huldigen einer derartigen Auffassung, zu deren Gunsten viele und gewichtige Punkte geltend gemacht werden können. Erstens erscheint in den beiden Mesoblaststreifen das Coelom nicht durch Zusammenfluss zahlreicher Lücken, wie bei den Mollusken, sondern gleich als ein einheitlicher Raum. Zweitens sind die durch Spaltbildung aus soliden Zellenstreifen entstandenen Säcke mit ihren epithelialen Wandungen in Nichts von den durch Ausstülpung aus dem Urdarm entstandenen Säcken zu unterscheiden. Drittens hängen die Säcke mit dem Hinterdarm durch die Knospungszone zusammen, während sie sonst überall von den beiden primären Keimblättern getrennt sind. Sie lassen sich somit den Divertikeln, welche vom Enddarm der Larven der Enteropneusten ausgehen, vergleichen. Dadurch wird uns die Annahme nahe gelegt, dass sie auch wie diese durch Ausstülpung aus dem Enddarm entstanden und nur durch den Mangel eines Lumens anfänglich von ihnen unterschieden sind.

Noch mehr aber als Alles dies spricht zu Gunsten unserer Ansicht die Thatsache, dass bei den ausgebildeten Anneliden eine Anzahl von Organen in einer Weise angelegt sind, welche wir beim Studium der Chaetognathen und Brachiopoden als typisch für die Abtheilung der Enterocoelier glauben nachgewiesen zu haben. Wir wenden uns daher jetzt zu dem zweiten Gegenstand, welchen wir besprechen wollten, zu der Anatomie und Histologie des fertigen Thieres, wobei wir hauptsächlich auf folgende Verhältnisse zu achten haben: 1) auf die Beschaffenheit des Coeloms, 2) auf die Befestigungsweise des Darmkanales, 3) auf die Structur und Anordnung der Muskulatur, 4) auf die Beziehungen der Geschlechtsorgane zum Coelom und 5) auf das Excretionssystem.

1) Das Coelom stellt bei den meisten Anneliden mit Ausnahme der Hirudineen, wo es stark rückgebildet ist, einen ansehnlichen Hohlraum zwischen Darm und Hautmuskelschlauch dar. Durch Dissepimente, welche sich wohl durch Faltenbildung der Leibeswand und Verwachsung mit dem Darmkanal entwickelt haben, ist es wie bei den Brachiopoden und Chaetognathen in eine

Anzahl hinter einander gelegener Kammern abgetheilt. Es wird bei vielen Arten von cubischen oder cylindrischen Flimmerzellen ausgekleidet. Mit dem Gefässsystem steht es für gewöhnlich — und dies ist zugleich das ursprüngliche Verhalten — in keinem Zusammenhang. Eine Ausnahme bilden die Hirudineen und vielleicht auch die Gephyreen, bei welchen sich secundär Communicationen entwickelt haben.

2) Bei den ursprünglichen und niederen Formen der Anneliden, bei Polygordius, Protodrilus Leuckartii, Saccocirrus, bei Tomopteris und bei einigen Gephyreen wird der Darmkanal durch ein dorsales und ventrales Mesenterium an den Hautmuskelschlauch befestigt und das Coelom dadurch in eine linke und rechte Hälfte zerlegt (Taf. I Fig. 2). In den Fällen, wo die Mesenterien fehlen (Lumbriciden, viele Gephyreen), sind sie im Larvenstadium vorhanden und haben sich erst später rückgebildet, indem sie in ihrer Function durch die Dissepimente ersetzt worden sind.

3) Die Körpermuskulatur stammt vom parietalen Blatte des Mesoblasts ab; sie entwickelt sich, wie in einzelnen Fällen nachgewiesen ist, aus dem Epithel der Leibeshöhle. Bei Polygordius zum Beispiel werden nach den Angaben von Hatschek (102) die Mesoblastzellen cylindrisch und scheiden an der Basis, welche dem Ektoblast zugekehrt ist, Muskelfibrillen aus, welche sich als continuirliche Gebilde durch eine grosse Anzahl von Segmenten hindurch verfolgen lassen. „Der Quere nach gehören immer mehrere Muskelfasern dem Bereich einer Zelle an, während der Länge nach sich viele Zellen an dem Aufbau einer Faser betheiligen". Die Schicht der Muskelfibrillen trägt daher ihre Matrixzellen auf ihrer inneren Seite, während sie nach Aussen an den Ektoblast angrenzt, der sich an ihrer Bildung nicht betheiligt hat. Der gleiche Entwicklungsgang bedingt ferner auch bei vielen ausgebildeten Anneliden eine Beschaffenheit der histologischen Bestandtheile der Muskulatur, welche an diejenige der Chaetognathen erinnert. Zum Vergleich führen wir die Muskulatur von Protodrilus und von Lumbricus an (Taf. I Fig. 2 und Taf. III Fig. 7).

Wie uns Hatschek mittheilt, besteht die Muskulatur von Protodrilus aus zahlreichen bandartig abgeplatteten Fibrillen, welche dicht aneinandergereiht mit ihren Kanten senkrecht der Haut von Innen aufsitzen. Nach der Leibeshöhle zu werden sie einzig und allein von einer dünnen Protoplasmaschicht bedeckt, welche stark abgeplattete Kerne einschliesst; Hatschek deutet letztere als Endothelkerne und unterscheidet ausser ihnen noch andere spärli-

cher auftretende Kerne, welche der inneren Kante der Bänder anliegen, als Myoblasten (Taf. I Fig. 2).

Einen complicirteren Bau zeigt die Längsmuskulatur von Lumbricus, von welcher Claparède (100), wie wir durch eigene Untersuchung bestätigen können, eine vortreffliche Beschreibung geliefert hat (Taf. III Fig. 7). Wir werden zweckmässiger Weise bei der Muskulatur des Lumbricus Hauptblätter unterscheiden, welche senkrecht auf der Innenfläche der äusseren Ringmuskelschicht stehen. Jedes Hauptblatt setzt sich zusammen 1) aus einer ihm zur Stütze dienenden, dünnen, bindegewebigen Centrallamelle *(s)*, in welcher hie und da einzelne wenige Kerne zu sehen sind, und 2) aus zahlreichen secundären Muskelblättern *(f)*, welche wir den Muskelblättern der Chaetognathen und Archianneliden vergleichen möchten. Dieselben sitzen unter schrägem Winkel beiden Seiten der Centrallamelle, wie die Fiedern dem Schaft einer Feder auf. An isolirten Theilen deutet eine sehr feine Längsstreifung, deren schon Schwalbe (172) gedenkt, auf eine fibrilläre Zusammensetzung hin. Hie und da zwischen den secundären Blättern, namentlich aber in den sehr schmalen Interstitien, die bei der engen Aneinanderlagerung der Hauptblätter übrig bleiben, bemerkt man einzelne Kerne, welche man ihrer ganzen Lage nach als Myoblasten *(mk)* wird auffassen müssen. Sehr beachtenswerth ist das Verhalten der Blutgefässe, auf welches Claparède aufmerksam gemacht hat. Dieselben nehmen nämlich einzig und allein in der bindegewebigen Centrallamelle ihren Verlauf, dringen aber niemals in die Interstitien zwischen den secundären und primären Blättern ein, in welchen die Myoblasten eingebettet sind. Dies besondere Verhalten der Blutgefässe scheint auch auf einen epithelialen Ursprung der Längsmuskulatur hinzudeuten, was durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung noch festzustellen sein wird.

Auch die Anordnung und Vertheilung der Muskelelemente ist wohl zu beachten. Während die aus dem Mesenchym abstammenden Muskelfasern der Pseudocoelier sich wirr durchkreuzen und durchflechten, herrscht bei den Anneliden, wie bei den bisher betrachteten Enterocoeliern, die grösste Regelmässigkeit. Die Muskelfasern sind parallel zu einander in Lagen angeordnet, deren Zahl und Mächtigkeit bei den einzelnen Arten wechselt. Bei den niedersten Anneliden ist vornehmlich nur eine Längsfaserschicht (Taf. I Fig. 2) vorhanden, welche so vollständig an diejenige der Chaetognathen erinnert, dass man die Querschnitte durch die Körper

der einen und der andern mit einander verwechseln könnte. Man betrachte nur den Querschnitt eines Polygordius, eines Protodrilus, eines Saccocirrus auf der einen Seite und einer Spadella auf der andern Seite. Hier wie dort sieht man 4 Felder von Längsmuskelfasern, 2 dorsale und 2 ventrale, welche oben und unten durch die Mesenterien des Darmkanals, links und rechts durch die Seitenlinien von einander geschieden sind. Dazu gesellt sich noch eine die ventralen Felder bedeckende Lage von Quermuskelfasern, welche von uns auch bei Spadella aufgefunden wurden, während sie bei anderen Chaetognathen fehlen (Taf. I Fig. 2 und 3).

4) Das Urogenitalsystem zeigt bei den Anneliden die für die Enterocoelier hervorgehobenen Beziehungen zur Leibeshöhle. Wie bei den Chaetognathen (Taf. I Fig. 3) entwickeln sich die männlichen und die weiblichen Geschlechtsproducte *(e)* aus dem Epithel, welches die parietale Wand der Leibeshöhle bedeckt; bei niederen Formen (Polygordius, Tomopteris, Alciope, Gephyreen etc.) behalten sie sogar ihre ursprüngliche Lage an ihrer Bildungsstätte (Taf. I Fig. 2) bei und fallen bei der Reife direct in den Binnenraum eines Segmentes, welches somit gleich dem Schwanzsegment der Chaetognathen und der Leibeshöhle der Brachiopoden zu einem Behälter für die Geschlechtsproducte wird. Indem sich männliche und weibliche Geschlechtsdrüsen gleich verhalten, bieten uns die namhaft gemachten Arten der Anneliden sogar noch ursprünglichere Zustände dar, als die Chaetognathen, bei welchen ja der genetische Zusammenhang mit dem Coelomepithel nur für die Spermatozoen auch beim erwachsenen Thiere erkennbar ist, während die Ovarien sich frühzeitig zu röhrenförmigen, gegen die Leibeshöhle abgeschlossenen Organen mit besonderen Ausführgängen gestalten. Eine ähnliche weitere Differenzirung findet auch bei manchen Anneliden, wie den Oligochaeten, Hirudineen etc. statt, bei welchen sowohl die Ovarien als auch die Hoden zu bläschen- oder röhrenförmigen Gebilden geworden sind und vom Coelom sich vollständig losgelöst haben. Doch das sind Metamorphosen, die aus den niederen Zuständen der anderen Gliederwürmer zweifellos erst hervorgegangen sind und daher den Werth, welchen wir den primitiveren Einrichtungen bei der Erklärung des vorliegenden Problems glauben beimessen zu müssen, auch nicht im Entferntesten herabzusetzen vermögen.

5) Die Excretionsorgane endlich stellen röhrenförmige Durchbrechungen der Leibeswand dar, welche den Binnenraum des Coeloms mit dem umgebenden Medium in Verbindung setzen und

gleichzeitig auch zur Entleerung der Geschlechtsproducte dienen. Das Alles erinnert an die bei den Brachiopoden beschriebenen Zustände und an die Art und Weise, wie bei den Chaetognathen das Sperma aus dem Schwanzsegment durch das Vas deferens entleert wird, welches sich morphologisch einem Segmentalorgan recht gut vergleichen lässt, wenn es auch eine secretorische Function als Niere nicht ausübt. Die Beziehung der Segmentalorgane zur Leibeshöhle und durch deren Vermittelung zu den Geschlechtsorganen, mit einem Wort, die Existenz eines Urogenitalsystems, wird nur bei den Enterocoeliern, dagegen weder bei den Rotatorien noch den Bryozoen, weder bei den Plathelminthen noch den Mollusken, den Vertretern des ersten Typus, jemals beobachtet. Bei diesen führen stets die Drüsen, welche die Geschlechtsstoffe produciren, direct in eigene, oft sehr complicirt beschaffene Ausführwege. Die Excretionskanäle stehen ausser jedem Zusammenhang mit den Geschlechtsorganen, welche weder vom Epithel des Schizocoels abstammen noch auch Eier und Samen bei der Reife in dasselbe entleeren.

Wenn wir jetzt noch einmal die hervorgehobenen entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Befunde der Anneliden überblicken und kurz zusammenstellen, das Vorhandensein zweier Mesenterien am Darmkanal, das Flimmerepithel der Leibeshöhle, die Genese der Rumpfmuskulatur aus dem Epithel der Leibeshöhle, ihren feineren Bau und ihre Anordnung, dann die Genese der Geschlechtsproducte aus dem Coelomepithel, ihre Entleerung in die Leibeshöhle und aus dieser in die Excretionsorgane, wenn wir dies Alles überblicken und mit den gleichen Einrichtungen der Chaetognathen und Brachiopoden vergleichen, so gewinnt unsere Hypothese, dass die Leibeshöhle der Anneliden ein Enterocoel ist, und dass die beiden Mesoblaststreifen der Larven Urdarmdivertikeln entsprechen, einen sicheren Grund und Boden. Damit ist aber auch zugleich das wichtigste Hinderniss hinweggeräumt, welches bisher der von Steenstrup, Morse und Gegenbaur angenommenen Verwandtschaft der Brachiopoden und Anneliden entgegengestanden hat. Beide gehören zu dem Haupttypus der Enterocoelier.

4. Die Nematoden.

Schwieriger als bei den Anneliden ist bei den Nematoden die Frage zu entscheiden, ob sie zu unserem zweiten Typus hinzuge-

rechnet werden dürfen. Einerseits ist ihre Entwicklung auf die für uns wichtigen Punkte noch nicht genügend untersucht, andererseits gibt uns auch der Bau und die Beziehung der Organe zu einander weniger Anhaltspunkte als bei den Anneliden.

Noch am besten sind die ersten Entwicklungsvorgänge vom Cucullanus elegans bekannt, über welchen eine Arbeit von Bütschli (76) erschienen ist. Wie auch bei anderen Nematoden, entsteht durch Invagination eine Gastrula, welche erst flach ist, dann sich mehr in die Länge streckt und einen engen Urmund erhält. Von dem Rand des letzteren nimmt der Mesoblast seinen Ursprung als eine dünne Zellenlage, die vom Entoblast abstammt, sich zwischen die primären einschichtigen Keimblätter hineinschiebt und sich allmählich nach dem entgegengesetzten Ende zu ausdehnt. Das Weitere ist nicht bekannt.

Es frägt sich nun, ob die Zellenschicht doppelt und durch Ausstülpung vom Urdarm gebildet worden ist. Bütschli hatte, wie er selbst bemerkt, längere Zeit geglaubt, dass dies der Fall sei, dass der Mesoblast „durch einen im vorderen Abschnitt des inneren Blattes statthabenden Faltungsprocess sich anlege“, hatte aber diese Vermuthung bei näherer Einsicht fallen lassen. Wir möchten jetzt auf dieselbe doch wieder zurückkommen. Wer die Embryonen der Nematoden aus eigener Anschauung kennt, weiss, wie klein dieselben und ihre Elementartheile sind, und wie schwierig es sein kann, auf dem optischen Durchschnitt zu bestimmen, ob eine Zellenlage einfach oder doppelt ist. Auf jeden Fall weicht die Entwicklung der Nematoden von derjenigen der Mollusken darin ab, dass der Mesoblast eine zusammenhängende vom Urmund aus beginnende Zellenschicht darstellt und dass die Zellen sich nicht zerstreuen und ein Mesenchym bilden.

Im Uebrigen ist bei den Nematoden, wie bei den Anneliden, die Anatomie und Histologie für unser Urtheil mehr bestimmend gewesen als die lückenhafte Kenntniss ihrer Entwicklungsgeschichte. Das Coelom stellt einen schmalen spaltförmigen Hohlraum dar, welcher die Körperwand, den Darm und die Geschlechtsorgane derart trennt, dass sie sich beim Zerschneiden des Thieres auf das Leichteste von einander loslösen. Nach Aussen wird das Coelom unmittelbar vom Muskelschlauch begrenzt, welcher analoge Verhältnisse wie bei den Chaetognathen und niederen Anneliden aufweist. Er setzt sich nämlich aus einzelnen grossen, langgestreckten Muskelzellen zusammen, welche in einer einfachen Schicht

unter einander zu einer Art Epithel verbunden sind (Taf. III Fig. 18).

Jede Muskelzelle besteht aus einem protoplasmatischen Theil, welcher dem Coelom zugekehrt ist und oft höckerartig in dasselbe hineinspringt, und aus contractiler Substanz, welche nach der Hypodermis zu ausgeschieden worden ist und sich in zahlreiche glatte Fibrillen zerlegen lässt. Diese verlaufen immer in longitudinaler Richtung parallel zu einander, liegen in einer einfachen Schicht und sind von der contractilen Substanz benachbarter Zellen scharf abgegrenzt, wodurch eine vollständige Isolirung der Muskelelemente möglich ist. In der Anordnung der Fibrillen herrscht eine grosse Mannigfaltigkeit bei den verschiedenen Arten. Das einfachste und ursprüngliche Verhalten ist, dass die Fibrillen des gesammten Muskelepithels unter der Hypodermis in einer Fläche ausgebreitet sind und so einen Cylindermantel erzeugen. Eine Abänderung tritt ein, sowie die contractile Substanz an Masse zunimmt. Alsdann faltet sich die zu je einer Zelle gehörige Fibrillenlage zu einer Rinne ein, deren nach dem Coelom zu geöffnete Höhlung von dem formativen Protoplasma ausgefüllt wird (Taf. III Fig. 18). In Folge dessen erscheint die ursprünglich glatt ausgebreitete Fibrillenschicht des ganzen Muskelepithels den einzelnen Myoblasten entsprechend vielfach gefaltet. Je nach den Arten können die Falten bald niedriger, bald höher sein. Wenn der Vermehrungsprocess der contractilen Substanz noch weiter fortschreitet, so schliessen sich die Rinnen zu von links nach rechts platt gedrückten Röhren, deren Mantel von parallelen longitudinalen Fibrillen gebildet wird. Ihr Inneres enthält den protoplasmatischen Theil, welcher gewöhnlich durch eine Oeffnung in der Mitte der Röhre noch in die Leibeshöhle heraustritt und als beutelförmiger Anhang beschrieben wird. Gewöhnlich besitzt die einzelne Muskelzelle einen einzigen grossen ovalen Kern und nur in seltenen Fällen zahlreiche kleinere Kerne.

Im Allgemeinen beobachten wir also bei den Nematoden ähnliche Umbildungsprocesse der Muskulatur, wie bei den Coelenteraten, Chaetognathen und Anneliden. Die Aehnlichkeit von Durchschnitten ist zuweilen eine ganz frappante, wie z. B. aus der Abbildung hervorgeht, welche Bütschli (75) von Pseudalius inflexus gibt (Taf. III Fig. 11). Wir beobachten ferner dieselben Lagerungsverhältnisse der Theile zu einander wie bei den Würmern mit Enterocoel, indem der Hautmuskelschlauch nur aus 2 Epithelschichten besteht, aus einer äusseren unscheinbaren Hypodermis, welche als Schutzorgan

die Cuticula nach Aussen gebildet hat, und aus einem inneren, das Coelom auskleidenden Muskelepithel, von welchem nach der Hypodermis zu die Fibrillen ausgeschieden worden sind. Endlich ist die Längsmuskulatur gewöhnlich auch in 4 Felder, 2 dorsale und 2 ventrale abgetheilt.

Hinsichtlich einiger anderer Organe müssen wir es zur Zeit dahingestellt sein lassen, ob sie nach dem Typus der Enterocoelier gebaut sind, ob zum Beispiel der Darm von einem Faserblatt, das ja nur in der Form endothelialer Zellen vorhanden sein könnte, umhüllt wird, ob ferner die Geschlechtsorgane vom Epithel des Coeloms abstammen. Da wir über diese wichtigen Punkte noch nicht aufgeklärt sind, so geschieht es von uns nur mit Vorbehalt, wenn wir, bestimmt namentlich durch die Beschaffenheit der Muskulatur, in dem vorliegenden Aufsatz den Nematoden einen Platz in unserem zweiten Typus anweisen.

5. Die Wirbelthiere.

Vor wenigen Jahren hat uns Kowalevsky (146) mit einem überaus wichtigen Vorgang in der Entwicklung des Amphioxus bekannt gemacht; indem er Schnitte durch erhärtete Larven anfertigte, konnte er zeigen, dass der Mesoblast und die Leibeshöhle in ähnlicher Weise wie bei den Chaetognathen angelegt werden (Tafel II Figur 13). Zur Zeit, wo sich das Nervenrohr entwickelt und die Chorda sich vom Entoblast ablöst, bildet der Urdarm nahe am aboralen Pol der Gastrula 2 Aussackungen, die links und rechts von Chorda und Nervenrohr nach oben zu liegen kommen. Noch während dieselben sich abschnüren, entstehen hinter ihnen in gleicher Weise successive neue Aussackungen, die ebenfalls allmählich selbständig werden. Durch diesen Vorgang zerfällt der Urdarm in den bleibenden Darm und in 2 Reihen hinter einander gelegener Säckchen, die als Urwirbel bezeichnet werden. Letztere umwachsen nach und nach den Darm und bilden sich einerseits in die segmentirten Muskelmassen, andererseits in das Darmfaserblatt um. Auch vermuthet Kowalevsky, dass die Urwirbelhöhlen zum Coelom werden. Die Richtigkeit seiner Angaben ist soeben auch von Hatschek (59) vollkommen bestätigt worden in einem Aufsatz, der über die Entwicklungsgeschichte von Teredo handelt.

Da nun Amphioxus als das niedrigst organisirte Wirbelthier unter allen Angehörigen des Stammes jedenfalls den ursprünglichsten Verlauf der Entwicklung bewahrt hat, so erwächst hieraus

für den Embryologen von selbst die Aufforderung, von den neu gewonnenen Gesichtspunkten aus auch bei den Cranioten die Genese des Mesoblasts von Neuem zu untersuchen.

Wenn wir die an Widersprüchen so reiche Keimblatt-Literatur überblicken, so hat sich in den letzten Jahren ein wichtiger Fortschritt vollzogen. Die früher am weitesten verbreiteten Ansichten, dass das mittlere Keimblatt ein Abspaltungsprodukt des Ektoblasts oder des Entoblasts oder beider zusammen sei, wird jetzt mehr und mehr als irrig erkannt, und die besten neueren Arbeiten, welche sich auf verschiedene Wirbelthierclassen erstrecken, führen zu dem Ergebniss, dass das mittlere Keimblatt von einer bestimmten Region der Embryonalanlage, von der Primitivrinne, aus entsteht und von hier zwischen die beiden primären Blätter, ohne dass sich von ihnen Zellen abspalten, hineinwächst. Ueber den genaueren Modus der Entwicklung weichen freilich auch dann noch die einzelnen Forscher sehr bedeutend von einander ab. Kölliker (144, 145) lässt zu beiden Seiten der Primitivrinne Zellenmassen, die vom Ektoblast abstammen, sich zwischen diesen und den Entoblast hineinschieben. Kupffer (147) bezeichnet den Gastrulamund als den Ort, von welchem der Process der Mesoblastbildung ausgehe, und schliesst sich den Angaben an, die Rabl (68, 69) und Hatschek (102) von Wirbellosen gemacht haben. Wichtige Ergebnisse gewann Balfour (132) beim Studium der Ontogenese der Elasmobranchier, indem er zeigte, dass der Mesoblast vom unteren Keimblatt und zwar vom Urmund aus in Form zweier in der Mittellinie getrennter Massen angelegt werde. Seine Darstellung hat in zwei kürzlich erschienenen beachtenswerthen Arbeiten von Scott und Osborn (151) und von Bambeke (133), welche die Entwicklung der Tritonen untersucht haben, eine Bestätigung gefunden.

Balfour hat zugleich aber auch das Verdienst, eine neue Hypothese über die Genese des Mesoblasts der Wirbelthiere im Anschluss an die bedeutenden Entdeckungen Kowalevsky's aufgestellt zu haben. Bei verschiedenen Gelegenheiten (131, 132) hat er die Ansicht wahrscheinlich zu machen gesucht, dass die paarig auftretenden Mesoblaststreifen der Wirbelthiere als paarige Ausstülpungen des Urdarms zu betrachten seien, dass die Leibeshöhle daher in derselben Weise wie bei dem Amphioxus und den Chaetognathen ein Enterocoel sei.

Für Balfour's Hypothese glauben wir jetzt beweisende Beobachtungen mittheilen zu können. Nachdem wir durch eigene

Beobachtungen mit den interessanten Verhältnissen der Sagitten bekannt geworden waren, nahmen wir die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere (142) in Angriff, in der Voraussicht, hier eine analoge Genese des Mesoblasts nachweisen zu können, für welche eine Summe vergleichend anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Momente zu sprechen schien. Die Untersuchungen wurden auf mehrere Objecte ausgedehnt, unter welchen die Amphibien die beweisendsten Resultate geliefert haben. Indem wir es uns vorbehalten, anderen Ortes eine ausführliche Darstellung der beobachteten Erscheinungen zu geben, wollen wir hier in Kürze nur die Punkte hervorheben, welche uns darzuthun scheinen, dass der Mesoblast der Wirbelthiere durch Einfaltung aus dem Entoblast entsteht und die Leibeshöhle von Divertikeln des Urdarms abstammt.

Bei den holoblastischen Eiern der Tritonen, welche wir unserer Schilderung zu Grunde legen wollen, entwickelt sich wie beim Froschei durch Invagination eine typische Gastrula, deren Urmund erst als runder Blastoporus, dann als enger Schlitz noch lange Zeit am hinteren Ende des Embryo erkennbar ist. Von den beiden primären Blättern der Gastrula (Taf. II Fig. 9 u. 10) setzt sich der Ektoblast *(Ek)* aus einer einfachen Schicht hoher Cylinderzellen zusammen, welche sehr regelmässig und fest aneinandergefügt sind, der Entoblast *(En)* dagegen zeigt in den verschiedenen Regionen des Embryo eine abweichende Beschaffenheit. Während nach vorn und am Rücken die Entoblastzellen in einer einfachen Lage angeordnet sind, ist an der Seite und ventralwärts das innere Blatt erheblich verdickt, indem grosse Dotterzellen vielfach über einander liegen und eine hügelartig vorspringende Masse darstellen, welche zum Theil den Gastrulamund verlegt und den Urdarm bis auf einen Hohlraum im oberen und vorderen Theil des Eies einengt. Die beiden Blätter, welche an den Lippen des Urmundes in einander übergehen, bleiben durch einen schmalen Spalt sehr lange von einander getrennt, so dass sich leicht das eine vom anderen ablösen lässt; eine Ausnahme macht nur ein kleiner Streifen in der dorsalen Mittellinie, wo später die Primitivrinne erscheint (Taf. II Fig. 10 *Enc*). Hier sind die Entoblastzellen mit dem äusseren Keimblatt fester verlöthet, sie nehmen eine cylindrische Gestalt an und schliessen, während sie anderwärts unregelmässig und locker zusammengefügt sind, zu einem regelmässigen Epithel aneinander. Wir wollen in Zukunft den so gekennzeichneten Streifen cylindrischer Zellen seiner weiteren Be-

stimmung gemäss als Chordaentoblast von dem übrigen, aus grösseren und mehr polygonalen Elementen bestehenden Theil oder dem Darmentoblast unterscheiden.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes *(Me)* macht sich sehr früh, schon zu einer Zeit bemerkbar, in welcher die Furchungshöhle durch den Invaginationsprocess noch nicht ganz verdrängt und daher die Gastrula noch nicht vollendet ist; sie nimmt ihren Ausgang allein von den Lippen des Blastoporus (Taf. II Fig. 9 *u*), von welchen aus sich linker- und rechterseits je eine kleinzellige Masse *(Me)* zwischen die beiden primären Keimblätter hineinschiebt, um sich von hier aus nach vorn und ventralwärts weiter auszudehnen. Am Mesoblast sind von Anfang an wenigstens zwei Lagen von Zellen, von welchen die eine an den Ektoblast, die andere an den Entoblast angrenzt, zu unterscheiden und als parietales und viscerales Blatt *(Me²* und *Me¹)* zu benennen. Beide sind gewöhnlich fest auf einander gepresst, und nur zuweilen konnte vom Blastoporus aus ein schmaler Spalt eine kleine Strecke weit zwischen sie hinein verfolgt werden. Die Mesoblastzellen sind klein und oval und weichen in Grösse und Gestalt sowohl von den hohen Cylinderzellen des Ektoblasts als auch von den grossen, polygonalen oder ovalen Dotterzellen des Entoblasts nicht unerheblich ab. Ferner sind sie von Anfang an und auch später überall scharf und deutlich von den beiden primären Keimblättern abgegrenzt, so dass eine Entstehung durch Abspaltung ganz und gar ausgeschlossen werden muss. Eine Ausnahme macht nur die Umgebung des Blastoporus. Hier geht das parietale Blatt des Mesoblasts am Rand der Urmundlippen in den Ektoblast, das viscerale Blatt dagegen geht in die Masse der Dotterzellen über an einer Stelle, wo dieselben sich durch Theilung in kleinere Elemente umgewandelt haben. In dieser Stelle möchten wir eine Wucherungszone erblicken, welche das Zellenmaterial zum Wachsthum des Mesoblasts liefert.

Wie schon bemerkt, wird der Mesoblast von Anfang an bei seinem Wachsthum vom Blastoporus aus in Form paariger Streifen angelegt, welche sowohl ventral als dorsal in keinem Zusammenhang untereinander stehen. Dorsal (Taf. II Fig. 10) schiebt sich zwischen beide der Chordaentoblast *(Enc)* trennend dazwischen. Soweit derselbe reicht, ist die Wandung der Embryonalform verdünnt und nur aus den beiden primären Blättern zusammengesetzt, während sie links und rechts von ihm verdickt ist und in Folge der Anlage des Mesoblasts aus 4 Blättern be-

steht: nach Aussen aus dem cylinderzelligen Ektoblast, nach Innen aus dem grosszelligen Darmentoblast und zwischen beiden aus dem parietalen und visceralen Blatt des Mesoblasts. Die beiden letzteren sind auch hier von den angrenzenden primären Keimblättern wieder deutlich abgegrenzt bis auf die Gegend zu beiden Seiten des Chordaentoblasts. Hier hängt das parietale Blatt mit dem cylinderzelligen Chordaentoblast zusammen, das viscerale aber schlägt sich in den Darmentoblast um.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen geht hervor, dass das mittlere Keimblatt nicht einer Abspaltung, sondern einem Einfaltungsprocess sein Dasein verdankt, und zwar beginnt die Einfaltung zu beiden Seiten des Blastoporus und setzt sich von hier links und rechts von der Primitivrinne und dem unter ihr gelegenen Chordaentoblast weiter nach vorn fort. Würden wir uns jetzt die beiden Blätter des Mesoblasts aus einander gewichen vorstellen, so würden wir einen linken und einen rechten Spaltraum erhalten, von denen jeder mit dem secundären Darm communicirt erstens nach dem Blastoporus zu und zweitens in grosser Ausdehnung am Rücken der Larve beiderseits von der Primitivrinne. Bei den Tritonen zerfällt also der Urdarm, wie beim Amphioxus, den Chaetognathen, Brachiopoden etc. durch zwei Falten, die dorsal und nach hinten einen freien Rand besitzen, in einen mittleren Raum, den definitiven Darm, und in zwei seitliche Divertikel oder die Coelomsäcke.

Um die Entwicklungsgeschichte des Mesoblasts und der Leibeshöhle zu beenden, haben wir jetzt noch auf den wichtigen Punkt einzugehen, wie der Mittelraum oder der bleibende Darm sich an der Rückenseite der Larve schliesst, und wie sich der Entoblast von den seitlichen Mesoblaststreifen abtrennt. Es ist dies ein Process, welcher sich gleichzeitig und in Zusammenhang mit der Anlage der Chorda dorsalis vollzieht. Die Chorda stammt vom Epithel des Urdarms ab, von jenem Streifen cylindrischer Zellen, welcher unter der Primitivrinne gelegen als Chordaentoblast von uns bezeichnet wurde. Derselbe ist Anfangs in einer glatten Fläche zwischen den beiden Anlagen des mittleren Keimblatts ausgebreitet, später beginnt er sich einzufalten und eine Rinne zu bilden, wobei er sich vom parietalen Blatt des Mesoblasts ganz ablöst; die Rinne wandelt sich darauf allmählich zu einem soliden Zellenstab, der Chorda, um (Taf. II Fig. 11 *ch*), deren untere Fläche noch geraume Zeit an der oberen Begrenzung des Darms Theil nimmt. Während dieser Vorgänge nähern sich die seitlich gele-

genen Zellenmassen mehr der Mittellinie, dabei verschmelzen das parietale und viscerale Blatt des Mesoblasts zu beiden Seiten der sich entwickelnden Chorda unter einander und trennen sich einerseits vom rinnenförmigen Chordaentoblast, andererseits vom Darmentoblast ab. Die grossen polygonalen Zellen des letzteren rücken nun auch immer mehr von links und rechts auf einander zu, drängen die untere Fläche der Chorda allmählich von der Begrenzung des Darms ab und bewirken endlich, indem sie verschmelzen, den dorsalen Abschluss des letzteren. Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Mesoblastsäcke vom Entoblast und Genese der Chorda dorsalis aus dem Chordaentoblast sind somit Processe, die auf das Innigste mit einander verbunden sind.

Die Abschnürung der genannten Theile von einander beginnt am Kopfende der Larve und schreitet von hier langsam nach hinten vor, wo noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen bleibt, durch deren Vermittelung das Längenwachsthum des Körpers in analoger Weise, wie bei den Anneliden durch die Wucherungszone der Mesoblaststreifen, bewirkt wird. Jetzt ist auch der Zeitpunkt gekommen, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Sowie die Abschnürung der oben namhaft gemachten Theile vollendet ist, weichen die beiden Mesoblastblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda und des gleichfalls entstandenen Nervenrohrs aus einander (Taf. II Fig. 11 *c*) und lassen ein linkes und ein rechtes Enterocoel hervortreten, welches auf den vorhergehenden Stadien nach unserer Auffassung nur wegen der innigen gegenseitigen Berührung seiner Wandungen nicht zu erkennen war.

Um zu zeigen, dass eine derartige Annahme keine unbegründete ist, möchten wir hier noch einmal auf die Entwicklungsgeschichte der Chaetognathen hinweisen, welche in vieler Hinsicht sehr lehrreich ist. Bei den Chaetognathen sind die beiden Mesoblastblätter nur sehr kurze Zeit durch einen Spaltraum, der mit dem bleibenden Darm communicirt, von einander getrennt; dann legen sie sich, während der Embryo sich streckt, ebenso wie die Darmwandungen aneinander, und diese Aneinanderlagerung wird eine so innige, dass jede Spur einer Höhlung im wurmförmigen Körper schwindet, und dass auf optischen und natürlichen Querschnitten die Darmanlage und die seitlichen Mesoblastmassen vollkommen solid sind. Erst spät treten die Höhlungen wieder hervor, welche schon auf einem frühen Entwicklungsstadium, aber nur vor-

übergehend bestanden hatten. Und sollen wir noch an weitere analoge Fälle erinnern, so brauchen wir nur das häufige Auftreten von Gastrulaformen, deren Urdarmhöhle obliterirt ist, zu nennen oder die solide Anlage des Nervenrohrs der Knochenfische oder die solide Anlage der meisten Drüsenschläuche. In allen diesen Fällen sehen wir, wie häufig Theile, die ihrer zukünftigen Bestimmung und Function nach hohl sein müssen, im Entwicklungsleben sei es durch Einfaltung oder Ausstülpung als compacte Zellenmassen angelegt werden und erst später ihre Höhlungen erhalten.

Dass die eben gegebene Skizze von der Mesoblastbildung der Wirbelthiere sich mit den neueren Angaben zahlreicher Forscher recht gut in den wichtigsten Punkten vereinbaren lässt, wollen wir an dieser Stelle nur beiläufig hervorheben, indem wir eine ausführliche Erörterung auf die spätere Arbeit verschieben.

Bis hierher haben wir uns bemüht, an der Hand der Entwicklungsgeschichte auf dem Wege directer Beobachtung nachzuweisen, dass das mittlere Keimblatt aus dem Entoblast durch Einfaltung entsteht und dass die Leibeshöhle der Wirbelthiere ein Enterocoel ist. Unsere Theorie findet aber auch noch eine weitere Bestätigung in dem anatomischen und histologischen Verhalten einzelner Organsysteme, welche auffallende Analogieen zu den Einrichtungen der Anneliden darbieten. Wie früher werden wir daher jetzt noch successive zu betrachten haben: 1. die Leibeshöhle, 2. die Befestigungsweise des Darmkanals, 3. die Muskulatur, 4. die Geschlechtsorgane und 5. das Excretionssystem.

1. Die Leibeshöhle ist ein grosser, einheitlicher, zwischen Darm und Körperwand gelegener Hohlraum, welcher allseitig gegen das Blutgefässsystem abgeschlossen ist. Bei Fischen und Amphibien wird sie auf weite Strecken von einem Flimmerepithel ausgekleidet. In keinem einzigen Falle entwickelt sie sich aus einem Zusammenfliessen zahlreicher einzelner Spalträume im Mesenchym, sondern erscheint sehr früh in Form zweier mit epithelialen Wandungen versehener Säcke, welche bald ventralwärts in Communication treten. Dadurch stellt sie sich von Anfang an in Gegensatz zu einer anderen Kategorie von Hohlräumen, welche im Mesenchym der Wirbelthiere als grössere und kleinere Lacunen zur Anlage kommen, Theile des Lymphgefässsystems sind und in den einzelnen Stämmen der Wirbelthiere eine sehr verschiedenartige Ausbildung erreichen. (Subcutane Lymphräume der Amphibien, Arachnoideal- und Subarachnoidealraum des Centralnervensystems etc.).

2. Das Darmrohr ist von einem Faserblatt umgeben und durch ein Mesenterium dorsal an der Rumpfwand befestigt. Ein ventrales Mesenterium ist nur ganz vorübergehend auf frühen Stadien der Entwicklung vorhanden und schwindet, indem linker und rechter Coelomsack zu einem einzigen Hohlraum verschmelzen.

3. Die animale Muskulatur der Wirbelthiere muss nach ihrer feineren Structur, nach ihrer Anordnung und Entwicklungsweise zum epithelialen Typus hinzugerechnet werden. Ihre einfachsten Bestandtheile sind feine, quergestreifte Fibrillen, welche in grösserer Anzahl zu höheren Einheiten verbunden sind. Die Fibrillencomplexe, in welchen immer mehrere Myoblasten als sogenannte Muskelkörperchen nachzuweisen sind, nehmen in den einzelnen Classen der Wirbelthiere verschiedene Formen an, beim Amphioxus erscheinen sie als Blätter (Grenacher (141), Langerhans (149)), bei den Cyclostomen als Muskelkästchen (Grenacher (141), Langerhans (148) Schneider (153)) und bei den übrigen Classen als Primitivbündel, die mit einem besonderen Sarcolemm umhüllt sind. Ursprünglich sind alle Elemente parallel zu einander und in longitudinaler Richtung vollkommen regelmässig angeordnet, wie es beim Amphioxus, bei den Cyclostomen und Fischen an dem grössten Theil der Muskulatur auch bei dem erwachsenen Thiere noch der Fall ist. Erst bei den höheren Wirbelthieren tritt namentlich in Zusammenhang mit der Entwicklung der Gliedmaassen in der Verlaufsrichtung der Muskelfasern eine grössere Complication ein, welche indessen von dem ursprünglichen einfacheren Verhalten ableitbar ist.

Noch mehr aber als durch die feinere Structur und Anordnung wird die epitheliale Natur der animalen Muskeln der Wirbelthiere durch ihre Entwicklungsgeschichte bewiesen, durch die Thatsache, dass sie vom Epithel des Coeloms wie die Muskeln der Chaetognathen und Anneliden abstammen. Um dies darzuthun, haben wir auf die Bildung der sogenannten Urwirbelplatten und Urwirbel zurückzugreifen.

Wie bei den Würmern, so findet auch bei den Wirbelthieren eine Segmentirung des Körpers statt, die von den Wandungen des Enterocoels ausgeht und am Kopfende des Embryo beginnend nach rückwärts fortschreitet. Im Unterschied zu den Würmern werden hier aber die beiden Coelomsäcke nicht vollständig segmentirt, sondern nur die an das Nervenrohr und die Chorda angrenzenden Partieen, welche sich von den lateralen Theilen abschnüren

und zu den Urwirbelplatten werden. Beim Triton enthalten dieselben in ihrem Innern eine ziemlich ansehnliche Höhlung, die nichts anderes als ein abgeschnürter Theil des Coeloms ist (Taf. II Fig. 11 *c*). Durch weitere Faltungs- und Abschnürungsprocesse zerfällt alsbald noch jede Urwirbelplatte in eine Reihe hinter einander gelagerter Urwirbel oder Ursegmente (Taf. II Fig. 12 c^1). Ein jedes derartiges Segment erscheint bei Triton als ein Säckchen, dessen Wandung aus einem Epithel hoher cylindrischer Zellen, einem directen Abkömmling des Coelomepithels besteht; bei Petromyzon ist es solid, indem seine Wandungen aufeinander gepresst sind.

Aus den Urwirbeln nun nimmt die Muskulatur ihren Ursprung und zwar aus der an das Nervenrohr und an die Chorda angrenzenden Epithelschicht, welche wir als die myogene bezeichnen wollen. Ueber den intimeren Vorgang mögen uns zwei Objecte, welche sich nicht gleichartig verhalten, Petromyzon Planeri und Triton taeniatus, Aufklärung geben.

Bei Petromyzon (Taf. III Fig. 14) werden in der myogenen Schicht die Zellen sehr hoch und langgestreckt und nehmen die Form von Platten an, welche in ihrer Mitte einen ovalen bläschenförmigen Kern führen und senkrecht zur Oberfläche der Chorda und des Nervenrohrs in longitudinaler Richtung gestellt sind; nach der dorsalen und der ventralen Kante der Urwirbel zu werden die Myoblasten niedriger und gehen so allmählich in das äussere Epithel (*r*) über, welches an die Epidermis angrenzt, mehr aus cubischen Elementen zusammengesetzt ist und, da es die Lederhaut bildet, als dermale Schicht benannt werden kann. Alle Zellen sind auf dem vorliegenden Stadium, welches neun Tage nach der Befruchtung eintritt, noch insgesammt reichlich mit Dotterkörnern erfüllt. Die Ausscheidung von Muskelfibrillen hat bereits, wenn auch in geringem Maasse, begonnen. Auf unserer Figur (Taf. III Fig. 14) bemerkt man zwischen den Seitenwänden benachbarter Myoblasten einzelne glänzende, in Reihen angeordnete Körnchen (*f*), welche die Querschnitte feiner Muskelfibrillen sind. Deutlichere Bilder erhält man indessen erst von ausgeschlüpften, etwa 2 Wochen alten Larven (Taf. III Fig. 16). Bei diesen sind die Myoblasten, in welchen die Dotterkörnchen aufgebraucht worden sind, bedeutend schmäler geworden. Muskelfibrillen sind in grösserer Menge zwischen ihnen ausgeschieden und sind zu Blättern (*B*) vereinigt, welche senkrecht der Chorda und dem Nervenrohr auf-

sitzen; sie schieben sich wie Scheidewände zwischen die Bildungszellen hinein, deren ovale Kerne wohl durch stattgehabte Theilung an Grösse eingebüsst haben, und lassen für jene nur schmale Interstitien zwischen sich frei. Jedes Muskelblatt ist von den angrenzenden Seitenflächen zweier Myoblasten erzeugt worden. Dies gibt sich daran zu erkennen, dass es sich aus zwei Lagen feinster Fibrillen zusammensetzt, welche durch einen zarten Streifen von Kittsubstanz von einander getrennt sind, und von welchen die eine Lage dieser, die andere Lage jener Bildungszelle ihr Dasein verdankt. Die grosse Aehnlichkeit mit den Muskelblättern der Chaetognathen, mancher Nematoden und der Anneliden liegt so klar zu Tage, dass es genügt auf dieselbe aufmerksam gemacht zu haben.

An den vorliegenden Präparaten (Taf. III Fig. 16) ist ausserdem noch sehr deutlich zu beobachten, dass bei den Larven eine Neubildung von Muskelblättern fortwährend statt hat und zwar an dem dorsalen und dem ventralen Rande eines jeden Ursegmentes. Hier werden die Myoblasten immer niedriger, haben immer spärlichere Muskelfibrillen zwischen sich ausgeschieden und stellen endlich rein protoplasmatische, cubische Elemente dar, welche einen Uebergang zu der dermalen Epithellage (*r*) vermitteln, deren Zellen sich jetzt in hohem Maasse abgeflacht haben und ganz plattenförmig geworden sind. Die beiden Ränder der Ursegmente bilden also eine Wucherungszone, vermittelst deren die Rumpfmuskulatur sich immer weiter dorsal- und ventralwärts ausdehnt.

Eine noch vorgerücktere Phase der Muskelentwicklung zeigt uns Taf. III Fig. 13, welche einem Querschnitt durch eine 6 Wochen alte Larve entstammt. Aus den Muskelblättern sind jetzt Muskelkästchen entstanden, wie Schneider (153) die eigenthümlichen definitiven Structurelemente der Cyclostomen benannt hat. Es haben sich nämlich die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von ein- und demselben Myoblasten gebildet worden sind, mit ihren Rändern untereinander verbunden, so dass jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen rings umschlossen wird. Die homogene Stützsubstanz, welche früher an den Blättern nur als feine Linie angedeutet war, hat zugenommen und liefert die Septen (*s*), durch welche die einzelnen Muskelkästchen von einander getrennt werden. Eine dritte Veränderung endlich beruht darin, dass die protoplasmatische Grundsubstanz der Myoblasten fast vollständig aufgebraucht worden ist, und dass an ihre Stelle zahlreiche feine Fibrillen getreten sind, welche das ganze Innere

des Kästchens ausfüllen. Zwischen ihnen sind sehr kleine Kerne vorhanden, welche auf ein Muskelelement in grösserer Anzahl kommen und von dem ursprünglich einfachen Kern sich herleiten müssen. Unter den Fibrillen eines Kästchens kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, 1. Fibrillen, welche den Septen fest anhaften, und 2. Fibrillen, welche den Binnenraum ausfüllen.

Die mit der Grössenzunahme des Thieres noch weiter eintretenden Veränderungen sind mehr geringfügiger Art. Während bei der Larve die Muskelkästchen noch sehr klein sind, erreichen sie beim Erwachsenen eine ausserordentliche Grösse und schliessen zahlreiche zu Platten verbundene Fibrillen mit zahlreichen Kernen ein. Auch tritt jetzt der Unterschied zwischen den beiden Arten von Fibrillen, den wandständigen und den central gelegenen, noch viel schärfer hervor, wie dies durch die schönen Untersuchungen von Grenacher (141) schon länger bekannt und neuerdings auch wieder durch Schneider (153) bestätigt worden ist. Die Grundsubstanz zwischen den Kästchen nimmt ebenfalls successive etwas an Masse zu und es kommen in ihr spärliche Zellen zum Vorschein, welche dem Mesenchym, auf dessen Entstehung wir noch in dem über die Organsysteme handelnden Abschnitt später eingehen werden, angehören und in die Septen eingewandert sein müssen. Auch Blutgefässe nehmen in den Septen ihren Weg. Mit einem Worte, es findet eine Durchwachsung der Bildungsproducte des Coelomepithels und des nur in geringem Grade entwickelten Mesenchyms statt.

An die Muskulatur der Petromyzonten reiht sich in mancher Hinsicht diejenige des Amphioxus an. Auch hier besteht die Muskelmasse eines Myocomma, wie Grenacher (141) und Langerhans (149) schildern, aus rhombischen Platten longitudinaler Fibrillen mit selten aufzufindenden Kernen.

In einer etwas anderen Weise als bei Petromyzon Planeri erfolgt die Entwicklung der Muskelelemente bei Triton taeniatus. Als Ausgangspunkt wählen wir auch hier wieder die Ursegmente (Taf. II Fig. 12 c^1), welche einen Hohlraum enthalten, und deren Wand aus einer einfachen Schicht grosser cylindrischer Zellen gebildet wird. Die nächsten Stadien lehren uns, dass in dem Theil des Epithels, welcher an das Nervenrohr und die Chorda angrenzt, eine lebhafte Zellvermehrung vor sich geht. Hierbei verlieren die Zellen ihre ursprüngliche Anordnung und Form; sie wandeln sich jetzt in longitudinal verlaufende Cylinder um, welche die Länge eines Myocomma erreichen und in grosser An-

zahl zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda neben einander geschichtet sind und den ursprünglichen Hohlraum des Urwirbels ganz ausfüllen. An älteren Larven umgiebt sich jeder Cylinder, der in seinem Protoplasma ausser einem Kern auch noch zahlreiche Dotterplättchen einschliesst, mit einem Mantel feinster quergestreifter Fibrillen. So erklärt sich das in Taf. III Fig. 15 dargestellte Querschnittsbild. Unregelmässige Ringe von stark glänzenden Körnchen, den Durchschnitten der Fibrillen (*f*), grenzen dicht an einander, nur durch eine minimale Spur von Zwischensubstanz getrennt. Im Inneren der Ringe beobachtet man Protoplasma bald mit einem grossen bläschenförmigen Kern, bald mit mehreren Dotterplättchen (Taf. III Fig. 20).

Ein solcher Muskelcylinder ist einem Muskelkästchen der Petromyzonten zu vergleichen. Auch spielt sich hier wie dort eine Reihe ähnlicher Veränderungen weiter ab. Je älter die Larven werden (Taf. III Fig. 19), um so mehr werden die Dotterplättchen aufgelöst und um so mehr Fibrillen werden ausgeschieden, welche den Binnenraum des Cylinders allmählich ausfüllen und nur in der Axe Stellen frei lassen, in welche die Kerne, die sich durch Theilung vervielfältigt haben, zu liegen kommen. Zwischen den Primitivbündeln, wie wir jetzt die Gebilde auch nennen können, nimmt nach und nach die trennende Stützsubstanz *(s)* an Masse etwas zu, und später werden in ihr Zellen und Blutgefässe, welche dem Mesenchym angehören, wie bei den Petromyzonten, sichtbar.

Auch zu diesem Process der Muskelentwicklung können wir ein Pendant bei den Wirbellosen und sogar in dem Stamm der Coelenteraten nachweisen. Wir erinnern an das Muskelgewebe mancher Actinien und der Charybdeen (Taf. III Fig. 8), dessen Querschnitte den Ausgangsstadien der Wirbelthiermuskulatur (Taf. III Fig. 15) auffallend ähnlich sind.

Wir resümiren also kurz die Resultate unserer Untersuchung [1]) dahin: Bei den Wirbelthieren entwickelt sich die Rumpfmuskulatur aus einem Theil des Coelomepithels in derselben Weise, wie bei den Actinien aus dem Entoderm und bei den Chaetognathen und Anneliden

---

[1]) Anderen Ortes werde ich auf die Entwicklung und vergleichende Histologie des Muskelgewebes ausführlicher zurückkommen und dann auch auf die vielfach abweichenden Literaturangaben (Götte [140], Calberla [136] etc.) näher eingehen. (Oscar Hertwig.)

aus dem parietalen Blatte des Mesoblasts; es werden die einzelnen Elemente vom Mesenchym nachträglich umwachsen. Die zwei Modificationen des epithelialen Muskelgewebes lassen sich den Muskelblättern und den Primitivbündeln der Wirbellosen vergleichen.

4) Eine ausserordentlich werthvolle Stütze für die Theorie, dass die Leibeshöhle der Wirbelthiere ein Enterocoel ist, liefert das Verhalten der Geschlechtsorgane. Wie nach den Arbeiten von Pflüger (150), Bornhaupt (134), Waldeyer (154) und zahlreichen anderen Forschern jetzt über allen Zweifel sicher gestellt ist, nehmen die Eier aus dem Coelomepithel ihren Ursprung und werden erst nachträglich vom Mesenchym, dem Stroma des Eierstocks, umhüllt. Aber auch für die Bildungszellen der Spermatozoen ist es durch die Untersuchungen von Bornhaupt (134), Egli (137), Semper (152), Braun (135 und Kölliker (144) schon mehr als wahrscheinlich geworden, dass sie demselben Boden wie die Eier, dem Keimepithel des Enterocoels, entstammen, dass sie vom Mesenchym umwachsen werden und sich erst secundär mit den zur Ausführung dienenden Kanälen des Wolff'schen Körpers in Verbindung setzen. Somit herrscht in der Genese der Geschlechtsorgane vollständige Uebereinstimmung zwischen den Wirbelthieren einerseits und den Chaetognathen, Brachiopoden und Anneliden andererseits. Die Uebereinstimmung äussert sich aber auch noch weiter darin, dass die Geschlechtsproducte der Wirbelthiere bei ihrer Reife in das Enterocoel entleert und erst von da durch besondere Oeffnungen und Kanäle nach Aussen befördert werden. Mit den Eiern geschieht es überall, mit den Spermatozoen wenigstens bei einem Theil der niederen Wirbelthiere (Cyclostomen, Teleostier). Die Entleerung der Geschlechtsproducte in die Leibeshöhle wird daher als der ursprüngliche Zustand, und alle anderen Arten der Ausführung werden als secundär erworbene Einrichtungen beurtheilt werden müssen, wie solche ja auch in den höheren Abtheilungen der Anneliden sich in der verschiedensten Weise ausgebildet haben.

5) Das Epithel der Leibeshöhle giebt ferner auch den Mutterboden für die Excretionsorgane ab, welche sich aus ihm durch Einstülpung nach Art anderer Drüsen entwickeln. Auf die Uebereinstimmung mit den Einrichtungen der Anneliden ist schon von mehreren Seiten hingewiesen worden

(Semper 152, Balfour 132). Man hat die ursprünglich metamer angeordneten Urnierenkanälchen mit ihren Wimpertrichtern den Segmentalorganen oder Schleifenkanälen verglichen, wobei indessen zu bemerken ist, dass die Uebereinstimmung nur eine theilweise ist (Gegenbaur 159, Fürbringer 138, 139). Denn bei den Gliederwürmern mündet jedes Segmentalorgan für sich getrennt nach Aussen, während bei den Wirbelthieren die Urnierenkanälchen sich mit einem gleichfalls vom Coelomepithel durch Einfaltung gebildeten Längsstamm, dem Wolff'schen Gang, verbinden und durch Vermittlung desselben an einer einzigen Stelle ihr Excret nach Aussen entleeren. Dagegen ist eine weitere Uebereineinstimmung noch darin zu erblicken, dass bei Anneliden und Wirbelthieren die Excretionsorgane in vielen Fällen noch die Nebenfunction übernommen haben, die Geschlechtsproducte nach Aussen zu entleeren. Die Vorbedingungen für ein solches Ineinandergreifen der beiden Organsysteme scheinen uns in ihrem gemeinsamen Ursprung von dem Epithel des Enterocoels gegeben zu sein.

Wenn wir die zusammengestellten Thatsachen überblicken, so scheint uns kein Punkt gegen die Ansicht, dass die Wirbelthiere Enterocoelier sind, zu sprechen, viele Punkte dagegen können für dieselbe geltend gemacht werden: 1) Die von Kowalevsky und Hatschek in übereinstimmender Weise gemachten Angaben über die Entwicklung des Amphioxus lanceolatus; 2) die Anlage des Mesoblasts bei verschiedenen cranioten Wirbelthieren durch eine Einfaltung des Entoblasts, welche vom Rand des Urmundes aus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts erfolgt; 3) die Differenzirungen, welche das Epithel der Mesoblastsäcke erfährt, Genese der Muskeln aus dem parietalen Blatt und Structur und Anordnung derselben, Abstammung der Geschlechts- und Excretionsorgane aus dem Epithel des Coeloms und die Beziehungen der beiden Organsysteme zu einander und zur Leibeshöhle; 4) Befestigung des Darms durch ein Mesenterium; 5) Unabhängigkeit der Leibeshöhle vom Blutgefässsystem und theilweise Auskleidung mit einem Flimmerepithel.

6. Die Arthropoden.

Aus den zahlreichen Untersuchungen der Neuzeit über die Entwicklung der Arthropoden geht unzweifelhaft hervor, dass bei

den zur Bildung der Keimblätter führenden Processen erhebliche Unterschiede in den einzelnen Abtheilungen herrschen, und zwar scheinen die Unterschiede derart vertheilt zu sein, dass einerseits sämmtliche Crustaceen, andererseits sämmtliche Tracheaten entwicklungsgeschichtlich einander näher stehen. Wenn nun auch die Verschiedenheiten nicht von so fundamentaler Bedeutung sind, dass sie nicht auf einander oder auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückgeführt werden könnten, so genügen sie doch, um eine getrennte Besprechung beider Abtheilungen nöthig zu machen; wir beginnen dabei mit den Tracheaten, für die wir die Insekten als typische Repräsentanten wählen, weil wir uns hier auf Grund eigener Untersuchungen ein selbständiges Urtheil bilden können.

Die Frage nach den Keimblättern der Insekten ist lange Zeit über ein Gegenstand lebhaften Streites gewesen. Nachdem Kölliker und Zaddach Keimblätter, wie sie von Baer und Remak bei den Wirbelthieren entdeckt worden waren, auch für die Insekten zum ersten Male nachzuweisen versucht hatten, war Weismann (129) auf Grund sehr ausführlicher und ausgedehnter Untersuchungen über die Dipteren zu dem Resultat gelangt, dass die Keimblättertheorie in keiner Weise auf die Insekten übertragbar sei. An diesem Resultate wurde durch die umfangreiche Arbeit Metschnikoff's (125) wenig geändert, da der russische Forscher, wenn auch selbst zur Annahme von Keimblättern hinneigend, eine Schichtung der embryonalen Zellen nur in den Extremitätenanlagen, dagegen nicht im Keimstreif selbst beobachten konnte. Ein nachhaltiger Umschwung wurde erst herbeigeführt, als Kowalevsky (123) zum ersten Male Querschnitte durch den Keimstreifen der Insekten legte und damit die Forschung in neue Bahnen lenkte. Nach Kowalevsky stülpt sich ein Theil der Blastodermschicht, welche die centrale Dottermasse umgiebt, in der ganzen Länge des Embryo auf der später zur Bauchseite werdenden Fläche ein und liefert die gemeinsame Anlage für das mittlere und untere Keimblatt; das letztere soll sich links und rechts von der Mittellinie von dem eingestülpten Zellenmaterial in Form paariger Zellenstreifen abspalten, welche erst später ventral und dorsal zusammenwachsen, den Dotter umhüllen und so das Darmrohr erzeugen. Die Richtigkeit dieser Darstellung, welcher in vieler Hinsicht auch Hatschek (121) beipflichtete, wurde in Frage gezogen, als Bobretzky (115) in dem vom Blastoderm umschlossenen Dotter Zellen nachwies, welche Kowalevsky in

seiner Beschreibung wenig berücksichtigt hatte. Daher hat denn auch der neueste Beobachter der Insektenentwicklung Graber (117, 118) sich dahin ausgesprochen, dass die Dotterzellen der Entoblast seien, während die Einstülpung allein das mittlere Keimblatt liefere.

Die Darstellungen von Kowalevsky und von Graber haben beide etwas Unbefriedigendes. Nach Kowalevsky würden wir, wenn wir seine Beobachtungen durch Bobretzky's Entdeckung der Dotterzellen ergänzen, ein Zellenmaterial haben, welches durch Dotterreichthum ganz an die Entoblastzellen anderer Thiere erinnert, sich aber am Aufbau des Körpers auch nicht im Geringsten activ betheiligt; diese Schwierigkeit würde durch Graber beseitigt, dafür aber die neue Absonderlichkeit eingetauscht werden, dass eine Einstülpung, welche ausserordentlich mit der Gastrulaeinstülpung der übrigen Thiere übereinstimmt, Nichts zur Bildung des Entoblasts beiträgt, sondern allein das mittlere Keimblatt liefert. In beiden Fällen würde es unmöglich sein, die Keimblattbildung der Insekten auf die der übrigen Thiere, die nahe verwandten Crustaceen nicht ausgenommen, zurückzuführen. Das allein ist schon genügend um zu zeigen, dass die Beobachtungen nicht erschöpfend sind, eine Ansicht, von deren Richtigkeit wir uns im Laufe dieses Sommers durch eigene Untersuchungen über Schmetterlinge und Käfer haben überzeugen können. Wir haben dabei nachweisen können, dass die Bildung der Keimblätter bei den Insekten principiell sich in derselben Art vollzieht, wie bei den Wirbelthieren und anderen Enterocoeliern, und werden dies durch eine kurze Uebersicht unserer Ergebnisse jetzt näher begründen.

Aus den frühesten Stadien der Insektenentwicklung, auf die wir hier nicht näher einzugehen brauchen, sind zwei Momente für uns von Bedeutung, welche beide mit dem relativen Reichthum an Dottermaterial zusammenhängen. 1. Das Ei zerfällt ausserordentlich spät in die Furchungskugeln, besonders spät zerfällt der centrale dotterreiche Theil, welcher nicht etwa bloss die Bedeutung eines unorganisirten Nährmaterials besitzt, sondern einen Theil der Embryonalzellen repräsentirt und sich am Aufbau des Embryo betheiligt, wie dies für den Dotter der Vögel, Reptilien, Fische, Cephalopoden, also für alle analogen Fälle erwiesen ist. 2. Das Ei ist jederzeit solid; nach Ablauf der Furchung fehlt die Furchungshöhle, ja selbst später ist der fertige Darm noch von Dottermaterial vollkommen erfüllt, und nur die vom Ektoblast eingestülpten Theile, der Anfangsdarm und der Enddarm, lassen

ein Lumen erkennen. Auch die Leibeshöhle ist lange Zeit über von Dotterzellen erfüllt.

Das an zweiter Stelle genannte Moment ist ganz besonders wichtig für die Beschaffenheit der von Kowalevsky entdeckten Einstülpung, mit welcher wir unsere zusammenhängende Darstellung beginnen wollen, und die wir kein Bedenken tragen in jeder Beziehung der Gastrulaeinstülpung der übrigen Thiere zu vergleichen. Die Gastrulaeinstülpung ist nämlich solid, was ein genaueres Studium ihrer Zellenlagen nicht unwesentlich erschwert; doch helfen hinreichend feine Schnitte durch den Keimstreifen senkrecht zu dem als Längsspalte erscheinenden Gastrulamund über die Schwierigkeit hinweg. Die hierbei erhaltenen Bilder zeigen auffällige, in bestimmten Intervallen, wahrscheinlich segmentweise, wiederkehrende Verschiedenheiten. Bald besteht die Einstülpung nur aus einer einzigen Zellenlage, die vom Urmund aus nach links und rechts sich zwischen Dotter und Ektoblast einschiebt (Taf. II Fig. 1 u. 2 *Me*), bald wiederum schlägt sich die Zellenlage an ihren beiden Rändern um und erzeugt so eine zweite unmittelbar an den Dotter grenzende Schicht, welche aber in der Mitte unter dem Gastrulamund eine Unterbrechung hat (Taf. II Fig. 3). Das letztbeschriebene Bild wird stets angetroffen bei weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstadien.

Die Gastrulaeinstülpung ist somit nicht, wie wir sie sonst zu beobachten gewohnt sind, ein mit Ausnahme des Urmunds völlig geschlossener Sack, sondern besitzt eine am Grund der Einstülpung gelegene bald weitere bald engere Oeffnung. Die Oeffnung wird durch den Dotter geschlossen, welcher anfänglich noch eine einzige vielkernige Riesenzelle ist, später in ein Multiplum von zahlreichen kleineren Dotterzellen zerfällt. Diese Wahrnehmung ist für die Beurtheilung der Insektengastrula von grosser Bedeutung, da sie lehrt, dass die dotterarmen kleinen Zellen, welche in ihrem Aussehen mit den Elementen des Blastoderms übereinstimmen, nicht für sich allein die Gastrulaeinstülpung bilden, sondern in dieser Function durch die Dotterzellen ergänzt werden. Beiderlei Zellen gehören somit zusammen und repräsentiren gemeinsam den primären eingestülpten Entoblast.

Gegen diese Auffassungsweise könnte ein Einwand aus dem verschiedenen Charakter der Zellen, welche an der Zusammensetzung des soliden Urdarms Theil haben, erhoben werden, weil die einen dotterreiche grosse Gebilde mit grossen Kernen sind, die anderen dagegen rein protoplasmatische, kleine Körper haben. Al-

lein dieser Einwand ist nicht stichhaltig, da die durch den Dotterreichthum bedingten Verschiedenheiten keineswegs für die morphologische Unterscheidung der Embryonalzellen von der Bedeutung sind, welche man ihnen vielfach beizumessen geneigt ist. Die Anhäufung von Dotterplättchen im Keim ist eine embryonale Anpassung, welche sich bei zunehmender Complication des thierischen Baues geltend macht, wenn die Zellen des Embryo von der Nahrungszufuhr von aussen abgeschnitten sind und gleichwohl eine grosse Mannichfaltigkeit morphologischer und histologischer Differenzirungen zu liefern haben. Die Art, in welcher dann das Dottermaterial auf die embryonalen Zellen vertheilt wird, kann sehr verschiedenartig sein, wenn auch eine gewisse Gesetzmässigkeit sich nicht verkennen lässt. Im Allgemeinen kann man sagen, dass mit der Zunahme des Dotters derselbe sich mehr und mehr auf bestimmte Zellen beschränkt. Anfänglich auf alle Zellen nahezu gleichmässig vertheilt, giebt er zunächst den Ektoblast Preis, später auch den Mesoblast und häuft sich zuletzt in den Zellen des Darmdrüsenblatts an, welche ihrer ganzen Bestimmung nach am meisten zu Ernährungsorganen taugen. Schliesslich tritt auch zwischen diesen wieder eine Sonderung ein, indem nur ein Theil mit Dottermaterial beladen und bei der Furchung lange Zeit über zu einer einzigen grossen Riesenzelle vereinigt bleibt, während ein anderer Theil in seiner Beschaffenheit sich mehr den Mesoblast- und Ektoblastzellen anschliesst. Diese Vorgänge, für die es nicht schwer fällt, beweisende Beispiele namentlich in der Classe der Wirbelthiere ausfindig zu machen, lehren, dass wie im Allgemeinen so auch im vorliegenden Falle bei den Insekten kein Grund dazu vorliegt, Zellen von verschiedenem Gehalt an Dotterplättchen nicht zu demselben Keimblatt zu rechnen.

Der Antheil, welchen die Dotterzellen an der Gastrulaeinstülpung besitzen, tritt auf den weiteren Stadien der Entwicklung noch klarer hervor. Je mehr der Keimstreifen in Folge fortgesetzten Wachsthums an Breite zunimmt, um so mehr dehnt sich auch die Gastrulaeinstülpung nach links und rechts aus, während sich der Urmund schliesst (Taf. III Fig. 6). Dabei erweitert sich am Grund der Gastrulaeinstülpung die Stelle, in deren Bereich die Dotterzellen zur Begrenzung herangezogen werden. Der übrige, von kleinen protoplasmatischen Zellen gebildete Theil der Einstülpung lässt deutlicher als bisher seine Zusammensetzung aus zwei Blättern erkennen. Das eine Blatt, das Hautfaserblatt *(Me^2)*, grenzt an den Ektoblast, mit dem es früher, als noch der Urmund

existirte, zusammenhing; es verdickt sich bedeutend, indem seine Zellen durch Theilung eine vielschichtige Masse liefern, und geht links und rechts durch Umschlag in das zweite Blatt *(Me¹)* oder das Darmfaserblatt über, welches sich vor ihm stets durch seine Einschichtigkeit auszeichnet. Das Darmfaserblatt ist durch die Dotterzellen unterbrochen und besteht daher aus paarigen Anlagen, zwei schmalen Streifen von kleinen Cylinderzellen. Beide Blätter liegen nicht mehr fest gegeneinander gepresst, indem Dotterzellen sich zwischen sie hineingedrängt haben und den so entstandenen Zwischenraum, der später zur Leibeshöhle wird, ausfüllen. Das Darmdrüsenblatt endlich wird zunächst noch durch die Dotterzellen repräsentirt, bildet sich aber durch Umwandlung derselben bei fortschreitender Entwicklung ebenfalls zu einer Schicht kleiner protoplasmatischer Zellen um. Die Art, wie dies geschieht, lässt auf's Neue die innigen Beziehungen erkennen, in denen die durch verschiedenen Dotterreichthum unterschiedenen Theile der Gastrulaeinstülpung zu einander stehen.

Die Umwandlung der Dotterzellen wird durch eine Auflösung der Dotterkörnchen eingeleitet; es entsteht so eine homogene, wenig körnige Masse mit zahlreichen eingestreuten Zellkernen, welche von wenig Protoplasma umgeben werden. Der Process beginnt an den freien Rändern des Darmfaserblatts, dehnt sich von hier aus in der ganzen Peripherie der Dottermasse aus und ergreift besonders alle ventralen, zwischen Darm- und Hautfaserblatt gelegenen Partieen in grosser Ausdehnung.

Im Bereich der umgewandelten Dotterzellen und offenbar in Folge einer weiteren Metamorphose derselben treten die ersten Zellen auf, welche die bleibende epitheliale Auskleidung des Darmcanals, eine Schicht kleiner Cylinderzellen, zu bilden bestimmt sind (Taf. III Fig. 4 *En*). Anfänglich sind es ihrer nur einige wenige und diese liegen dorsal vom Darmfaserblatt, dicht an dasselbe angefügt; allmählich jedoch gesellen sich neue Elemente zu den vorhandenen, bis sich endlich in jeder Hälfte des Keims im Anschluss an die hier gelegene Hälfte des Darmfaserblatts ein Polster von Cylinderzellen *(En)* entwickelt hat. Bei seiner Umwandlung zu einer Epithelschicht stellt sich uns somit das Darmdrüsenblatt analog dem Darmfaserblatt als eine paarige Anlage, als ein rechter und ein linker Zellstreifen, dar.

Die Zellstreifen beider Blätter wachsen nun nach der Mittellinie zusammen und vereinigen sich zur Bildung eines einfachen Darmfaserblatts *(Me¹)* und Darmdrüsenblatts *(En)* (Taf. III Fig. 5). Der Weg,

welchen sie hierbei nehmen, geht quer durch das Dottermaterial hindurch, welches so in zwei Theile zerlegt wird, einen ventralen kleineren und einen dorsalen grösseren. Ersterer füllt einen Raum aus, welcher später zur Leibeshöhle wird, und enthält nur Zellen, welche die oben beschriebene Metamorphose erlitten haben; letzterer gelangt später ganz in den Darm und ist fast nur aus gewöhnlichen Dotterzellen zusammengesetzt.

Auf dem zuletzt besprochenen Entwicklungsstadium, welches übrigens sehr weit vorgeschritten ist, und auf dem sich schon viele Organe des Insekts angelegt haben, sind zum ersten Mal alle Keimblätter als gesonderte Zellschichten erkennbar. Das äussere Keimblatt bildet die Körperbedeckung und die Embryonalhüllen, das mittlere Keimblatt gliedert sich in zwei Zellschichten, das stark verdickte Hautfaserblatt und das einschichtige, quer durch den Embryo ziehende Darmfaserblatt; mit letzterem ist das Darmdrüsenblatt, ebenfalls eine quere Zellschicht, fest verbunden. Die weitere Entwicklung besteht nun darin, dass die flächenhaft ausgebreitete, zweischichtige Darmwand sich dorsalwärts zu einem rings geschlossenen, von Dotterzellen vollkommen erfüllten Darmrohr zusammenkrümmt. Dabei muss das beiderseits mit dem Darmfaserblatt zusammenhängende Hautfaserblatt ebenfalls nach dem Rücken emporwachsen, bis sich Haut- und Darmfaserblatt der linken und rechten Seite vereinigen; es kommt dann vorübergehend zur Bildung eines dorsalen Mesenteriums.

Die kurze Darstellung von der Genese der Keimblätter, der Leibeshöhle und des Darmkanales, für welche später die Beweise in einer ausführlicheren Darstellung der Insekten-Entwicklung beigebracht werden sollen, bedarf einiger erläuternder Bemerkungen, welche die Beziehungen zur Entwicklungsweise anderer Thiere in das Auge fassen. Zu dem Zweck müssen wir die principiell wichtigen Charakterzüge von den secundär hinzugetretenen, die palingenetischen Vorgänge von den cenogenetischen zu trennen suchen.

Wie in so vielen anderen Fällen, so ist es auch bei den Insekten die ausserordentliche Anhäufung des Dotters, welche den Entwicklungsgang modificirt und ihm das fremdartige Gepräge verliehen hat. Eine Folge davon ist der Mangel jeglicher Hohlräume, da aller Raum im Ei vom Dotter in Anspruch genommen ist. Wie wir schon früher die Furchungshöhle und Gastrulahöhle vermissten, so haben wir jetzt den Mangel eines Lumens für den Darm und die Leibeshöhle kennen gelernt, welche beide von Dot-

termaterial ausgefüllt sind. Wenn wir uns dasselbe ganz entfernt oder an Menge beschränkt denken, so kommen wir zu dem Ergebniss, dass die Räume, welche sich später zur Leibeshöhle und zum Darmrohr gestalten, lange Zeit mit einander zusammenhängen; dies wird besonders klar dadurch illustrirt, dass ein Theil der Dotterzellen vom Darm aus in die Leibeshöhle ragt und in diese beim Verschluss der Communication aufgenommen wird (Taf. II Fig. 4, 5).

Eine zweite Folge äussert sich darin, dass ausserordentlich langsam das Darmdrüsenblatt den Charakter einer epithelialen Zellenschicht annimmt, indem es ganz allmählich auf Kosten der Dotterzellen durch Aneinanderfügung von Zelle an Zelle wächst. Würden die Dotterablagerungen fehlen, so müsste das Darmdrüsenblatt gleich von Anfang an als ein Epithel vorhanden sein, und kann es nur fraglich sein, welche Anordnung dann das Darmdrüsenblatt wohl zeigen würde.

Da die ersten Zellen an den Enden des Darmfaserblatts auftreten, so hat die Annahme grosse Wahrscheinlichkeit für sich, dass das Darmdrüsenblatt ursprünglich eine directe Fortsetzung dieser Zellenschicht war. Eine solche Annahme würde auch mit der früher hervorgehobenen Beobachtung übereinstimmen, dass die das Darmdrüsenblatt repräsentirenden Dotterzellen in den ersten Stadien der Gastrulaeinstülpung den zum Mesoblast werdenden Theil der Einstülpung ergänzen. Wir würden daher ursprüngliche Zustände erhalten, wenn wir uns die Zellschicht, welche wir in Taf. III Fig. 5 *(En)* zum ersten Male als Repräsentanten des Darmdrüsenblatts auftreten sehen, rings um den Dotter vervollständigt dächten. Das Bild, welches dann entstehen würde, haben wir in einem Schema (Figur 8) dargestellt. (Um die Vergleichung des Schema's und der Figur 5 zu erleichtern, haben wir einen Theil des Darmdrüsenblatts als aus Dotterzellen bestehend gezeichnet.) Wir sehen auf dem Schema, dass das Hautfaserblatt *(Me^2)* jeder Seite in das Darmfaserblatt *(Me^1)* und dieses wiederum in das Darmdrüsenblatt *(En)* umbiegt.

Das aber ist im Wesentlichen die Anordnung und das Lageverhältniss der Keimblätter, wie wir es bei den Chaetognathen kennen gelernt haben. Da ausserdem Leibeshöhle und Darmcanal lange Zeit mit einander communiciren, so werden wir von zwei verschiedenen Seiten aus zu dem Resultat geführt, dass bei den Insekten die primitive Gastrulaeinstülpung sich durch Einfaltung in drei Theile sondert, einen medialen, den bleibenden Darm, und

zwei laterale, die Leibeshöhlensäcke. Die ersten Spuren der Einfaltung würden in der Entwicklungsgeschichte weit zurückzuverlegen sein. Denn schon kurz nach der Gastrulabildung tritt die umgeschlagene Zellenschicht auf, welche die Anlage des Darmfaserblatts ist; von Anfang an zeigt dieselbe eine segmentale Anordnung, was damit zusammenhängt, dass die Gliederung bei den Arthropoden sehr frühzeitig bemerkbar wird.

Die Resultate, welche wir bei den Insekten erzielt haben, lassen sich unserer Ansicht nach auch auf die Arachniden und Myriapoden übertragen. Für erstere stützen wir uns auf die Untersuchungen Balfour's (111), welche gezeigt haben, wie gross die Aehnlichkeit in der Keimblattbildung bei Arachniden und Insekten ist. Auch hier finden wir eine Gastrulaeinstülpung, welche allein zum Mesoblast werden soll, und eine Masse Dotterzellen, in welchen der englische Forscher die Anlagen von Darm und Leber erblickt. Leider erfahren wir aber nicht, in welcher Weise sich die Dotterzellen in das Darmepithel umbilden.

Ueber die Myriapoden liegen nur die Beobachtungen von Metschnikoff (126, 127) und Stecker (128) vor. Ersterer hat den Verlauf der Entwicklung verfolgt, so weit es ohne Anwendung von Reagentien geht; seine Beschreibung macht es wahrscheinlich, dass die Bildung der Keimblätter im Wesentlichen nach demselben Princip erfolgt wie bei den Insekten. Ganz anders lauten die Angaben Stecker's, welche uns aber, obwohl auf Querschnitten basirend, keinen Vertrauen erweckenden Eindruck machen.

Ueber die Keimblattanlage der Crustaceen endlich mögen hier nur wenige Worte eingeschaltet werden, da wir keine Gelegenheit hatten, sie selbst zu untersuchen. Für die Decapoden lehren übereinstimmend die Beobachtungen von Bobretzky (114), Haeckel (162[a]) und Mayer (124), dass die Gastrulaeinstülpung den Darm liefert; dabei tritt nur insofern eine Complication ein, als das Dottermaterial eine Zeit lang als eine acelluläre Masse zwischen Ektoblast und Entoblast im Centrum des Eies liegt und erst später von den Entoblastzellen aufgenommen, gleichsam aufgefressen wird. Die anfänglich unansehnliche, kleinzellige Gastrulaeinstülpung wird dadurch zu einer umfangreichen, von Cylinderzellen umgrenzten Blase. Der Mesoblast entsteht im Umkreis des Gastrulamundes als ein solider Zellenhaufen, der erst später in Darmfaserblatt und Hautfaserblatt zerfällt. Die Entwicklungsgeschichten der Crustaceen und Tracheaten ergänzen sich daher gewissermaassen, indem in der einen die Betheiligung der Gastrula-

einstülpung am Aufbau des Darms, in der anderen ihre Bedeutung für die Bildung des mittleren Keimblatts deutlicher zu erkennen ist. Der Grund zu der Verschiedenartigkeit ist wohl in dem wechselnden Verhalten des Dotters zu suchen, welcher bei den Insekten wie ein Ballast die Entfaltung des Darmdrüsenblatts behindert, während er bei den Crustaceen eine Zeit lang aus der Entwicklung ausgeschaltet wird und zwischen Ektoblast und Entoblast als eine zellenlose Masse liegt.

Nach der Art, wie sich ihre Keimblätter differenziren, gehören die Arthropoden zu den Thieren, welche wir als Enterocoelier zusammengefasst haben. Dasselbe lehrt auch die Betrachtung der übrigen, zum Theil anatomischen, zum Theil entwicklungsgeschichtlichen Merkmale, deren Bedeutung für die aufgeworfenen Fragen um so mehr in den Vordergrund tritt, je mehr wir sie durch die einzelnen Thierabtheilungen hindurch verfolgen.

Alle Arthropoden besitzen eine geräumige Leibeshöhle, welche sich schon frühzeitig als ein zusammenhängender Raum zwischen dem Darm- und Hautfaserblatt bemerkbar macht. Wenn auch beim ausgebildeten Thier der Darm frei durch diesen Raum verläuft, so existirt doch in der Entwicklungsgeschichte ein Stadium, wo er mittelst eines dorsalen Mesenteriums an der Körperwand befestigt ist. Freilich ist die durch das Mesenterium bedingte unvollständige Trennung der Leibeshöhle in eine linke und rechte Hälfte nur von kurzem Bestand, indem sie schon während des embryonalen Lebens wieder verloren geht.

Die Körpermuskulatur zeigt den fibrillären Bau, insofern jede Muskelfaser ein Multiplum quergestreifter Fäserchen ist, zu einer Einheit verbunden durch das gemeinsame Sarkolemm; sie stammt ferner von dem Hautfaserblatt und somit indirect vom primären Entoblast ab. Ob es ferner wird möglich sein genetische Beziehungen zum Epithel der Leibeshöhle nachzuweisen, muss sehr zweifelhaft erscheinen. Denn gerade in der Anordnungsweise der Muskulatur bewahren die Arthropoden nicht im entferntesten so ursprüngliche Zustände, wie die meisten anderen Enterocoelier, z. B. selbst die niederen Wirbelthiere. Schon der Peripatus capensis, welcher wohl unter allen Arthropoden den gegliederten Würmern am nächsten steht, hat einen complicirten Muskelverlauf.

Endlich ist noch von Bedeutung die Entstehung der Geschlechtsorgane; schon ziemlich früh sind dieselben erkennbar als einzelne wenige Zellen, die im Mesoblast gelegen die übrigen Zellen desselben an Grösse wesentlich übertreffen und unter ihnen auch durch

ihre rundliche Gestalt auffallen. Sie drängen sich im Laufe der Entwicklung mehr und mehr zusammen und bilden einen anfänglich langgestreckten später ovalen Körper ganz dicht vor der Stelle, wo der Hinterdarm und der Mitteldarm zusammentreffen. Auf Querschnitten sieht man sie in dem Winkel, in welchem Hautfaserblatt und Darmfaserblatt zusammenstossen, in die Leibeshöhle vorspringen. Die grossen Urzellen der Geschlechtsorgane sind von kleinen epithelartigen Zellen auf ihrer Oberfläche überzogen und durch ähnliche Zellen auch von einander getrennt. Da anfänglich der Darm rinnenförmig ist und den dorsalen Verschluss vermissen lässt, liegen die Geschlechtsorgane der beiden Seiten weit aus einander; erst später, wenn Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt sich empor krümmen und von beiden Seiten dorsal zusammenwachsen, wandern auch die Geschlechtsorgane einander entgegen und nehmen ihren definitiven Platz dicht beiderseits der Mittellinie auf der Rückseite des Darms ein.

Auf frühen Stadien der Entwicklung zeigen somit die Geschlechtsorgane der Arthropoden noch nicht die röhrige Beschaffenheit, die ihnen später zukommt; sie sind durchaus solide Körper und gleichen hierin sowie auch in der Art der Entstehung ausserordentlich den ersten Anlagen, welche wir von den Ovarien der Chaetognathen kennen. Die Umbildung zu Röhren hängt mit der Entwicklung der Ausführwege zusammen, ein Punkt, auf den wir hier nicht weiter einzugehen brauchen.

II. Der Einfluss der verschiedenen Entwicklungsweise des Mesoderms auf den Charakter der Organe.

Der Versuch, die Mesodermbildung im gesammten Thierreich von allgemeinen Gesichtspunkten aus zu beurtheilen, hat uns dazu geführt, zwei grosse Gruppen aufzustellen, in welchen der für die Organisation so hochwichtige Vorgang sich in verschiedener Weise vollzieht. Ob die Gruppen überall richtig umgrenzt sind oder ob etwa einigen Abtheilungen, deren Bau und Entwicklung zur Zeit noch ungenügend bekannt sind, wie z. B. den Nematoden, eine andere Stellung wird anzuweisen sein, darüber möge die Entscheidung der Zukunft überlassen bleiben; das Gegebene kann ja nur als ein von einer bestimmten, allgemeinen Auffassung aus unternommener Versuch gelten, der im Einzelnen noch der Verbesse-

rung bedürfen wird. Uns kam es vor allen Dingen darauf an, die Berechtigung und Durchführbarkeit unserer Grundanschauungen im Grossen und Ganzen darzuthun und den Beweis zu führen, dass durch das gesammte Thierreich hindurch sich ein Gegensatz in der Mesodermbildung verfolgen lässt, ein Gegensatz, welcher alle späteren Entwicklungsstadien beeinflusst und sich im Bau und in der Entwicklung der wichtigsten Organsysteme wiederspiegelt. Der zuletzt erwähnte Punkt, der Einfluss der Mesodermbildung auf den Charakter der Organe, wird uns noch klarer werden, wenn wir an die Betrachtung der einzelnen Thierabtheilungen nun auch eine Betrachtung der einzelnen Organssysteme anschliessen und dabei zeigen, wie fast ein jedes Organ an dem tief greifenden Gegensatz, welcher im Bau und in der Entwicklung zwischen Enterocoeliern und Pseudocoeliern besteht, seinen Antheil hat. Die Organsysteme, um welche es sich hierbei handelt, sind folgende: die Leibeshöhle und das Blutgefässsystem, die Geschlechtsorgane und die Excretionsorgane, die Muskulatur und das Nervensystem. Einige einleitende Worte über mesenchymatöse und epitheliale Gewebe mögen vorausgeschickt werden, um bestimmte Verschiedenheiten, welche fast überall wiederkehren, im Zusammenhang zu erläutern.

1. Epithel und Mesenchym.

An der elementaren Zusammensetzung des thierischen Körpers betheiligen sich zwei verschiedene Gewebsformen, das Epithel und das Mesenchym, welche beide in einem ausgesprochenen Gegensatz zu einander stehen. Im Epithel sind die einzelnen Zellen unmittelbar fest zusammen gelagert und zu regelmässigen Schichten verbunden; im Mesenchym dagegen ist der Zusammenhang und die regelmässige Anordnung aufgehoben; die Zellen, welche ihre äussere Form nun verschiedenartiger gestalten können, sind für sich isolirt und durch mehr oder minder reichliche Intercellularsubstanz getrennt. Das Epithel dient hauptsächlich zur Begrenzung der Oberflächen des Körpers, während das Mesenchym sich mitten zwischen die Epithelschichten ergiesst und ihnen zur Verbindung und zur Stütze dient. Jenes ist die ursprüngliche Gewebsform, dieses aus ihm entstanden, indem einzelne Zellen sich von den übrigen losgelöst haben. Daher giebt es auch Thiere, welche im entwickelten Zustande weiter nichts als histologisch differenzirte Epithellamellen sind, wie unter den Coelenteraten die Hydroidpolypen und die Medusen, deren Ektoderm und Entoderm

durch eine einfache zellenfreie Stützlamelle getrennt werden, oder unter den Würmern die Chaetognathen und viele Nematoden, welchen ja gleichfalls in ihrem Körper jede Spur eines Bindegewebes fehlt. Nur sehr gering entwickelt ist endlich das Mesenchym bei den Anneliden.

Je nachdem in den einzelnen Thierabtheilungen die epithelialen oder die mesenchymatösen Gewebsformen überwiegen, wird ihre feinere Structur und selbst ihre gröbere Anatomie auch ein verändertes Aussehen gewinnen. Im Allgemeinen kann man hier sagen, dass bei den Thieren unserer ersten Abtheilung die mesenchymatöse Gewebsentwicklung in den Vordergrund tritt, die epitheliale dagegen bei den Enterocoeliern, bei welchen durch den Einfaltungsprocess des Entoblasts eine so ganz bedeutende Vergrösserung der epithelialen Körperoberfläche geschaffen wird. Zuweilen ist der hierdurch verursachte Gegensatz ein sehr auffälliger, wie zwischen Turbellarien, Plathelminthen, Mollusken einerseits und Chaetognathen, Anneliden, Nematoden andererseits. Doch kann der Gegensatz auch wieder dadurch mehr verwischt werden, dass bei den Enterocoeliern neben einer reichen epithelialen eine stark mesenchymatöse Gewebsentwicklung einhergeht, wie in den höheren Classen der Wirbelthiere.

Es scheint uns hier der Ort zu sein, mit einigen Worten auch auf die Art und Weise einzugehen, wie sich das Mesenchym in einzelnen Thierstämmen nach Ort und Zeit verschieden anlegt. In manchen Fällen erscheint es schon auf dem Blastulastadium. Bei den Seeigeln zum Beispiel wandern die Mesenchymkeime, noch ehe die Gastrula gebildet ist, aus dem Epithel an der Stelle, wo bald die Einstülpung erfolgt, in den Gallertkern aus (Taf. I Fig. 9). Bei Alcyonium palmatum entwickelt sich das Mesenchym nach den Angaben von Kowalevsky (7) auf dem Gastrulastadium vom Ektoblast aus. Zwei grosse dotterreiche Zellen, die links und rechts vom Urmund gelegen sind, geben ihm bei den Mollusken den Ursprung, wenn wir den Angaben von Rabl (68. 69) und Hatschek (59) folgen, während Fol (53—57) sich hie und da Zellen aus dem Ektoblast abspalten lässt, nachdem die Gastrula gebildet ist. Die pelagischen Larven der Anneliden (Taf. I Fig. 6) zeigen frühzeitig ein Mesenchym, über dessen Genese aus dem Ektoblast oder Entoblast uns noch keine Beobachtungen vorzuliegen scheinen. Bei anderen Anneliden mit directer Entwicklung tritt es erst nach Bildung der beiden Mesoblaststreifen auf. Auch in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere wird

es relativ spät angelegt, zu einer Zeit, wo schon parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts eingestülpt und sogar die Chorda schon vorhanden ist. Hier wandern die Mesenchymzellen, — wenigstens ist es so bei den Cyclostomen, Elasmobranchiern und Amphibien — aus dem Mesoblast in der Umgebung der Chorda aus, um welche sie eine Scheide formiren. Ob nun allein von hier aus das Mesenchym selbständig wachsend sich weiter ausbreitet und den ganzen Körper durchdringt, oder ob auch an anderen Orten sich Zellen aus dem epithelialen Verbande loslösen und in eine Zwischensubstanz einwandern, ist vor der Hand nicht näher zu beantworten. Im Ganzen ist eben die Entwicklungsgeschichte dieses Gewebes noch zu wenig bekannt; nur so viel sehen wir, dass es in den einzelnen Thierstämmen 1. aus verschiedenen Keimblättern abstammt, (Coelenteraten, Echinodermen, Wirbelthiere) und 2. auf sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung in die Erscheinung tritt. Einmal aber gebildet dringt es überall zwischen die Epithellamellen und die aus ihrer Differenzirung entstandenen Produkte ein, sie umhüllend, verbindend und stützend.

2. Das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle.

Bei unseren Betrachtungen haben wir Leibeshöhle und Blutgefässsystem in einem gemeinsamen Abschnitt zusammengefasst, weil sich über das gegenseitige Verhältniss beider Theile schon seit längerer Zeit auf vergleichend anatomischem Wege die weit verbreitete Anschauungsweise ausgebildet hat, dass beide auf eine gleiche Uranlage zurückführbar seien. In seinen Studien zur Gastraeatheorie (162 p. 42) äussert sich Haeckel hierüber folgendermaassen: „Wir haben bereits gezeigt, dass Blutgefässsystem und Coelom in untrennbarem Zusammenhang stehen, und dass die wahre Leibeshöhle oder das Coelom geradezu als der erste Anfang des Gefässsystems zu betrachten ist. Erst nach eingetretener Entwicklung des Darmfaserblattes bildete sich mit seiner Ablösung von dem anhaftenden Hautfaserblatt zwischen diesen beiden Muskelblättern eine Höhle, welche sich mit dem durch die Darmwand transsudirenden Chylus füllte. Das war das Coelom in seiner einfachsten Gestalt, und erst später hat sich dieses Haemochylussystem oder primordiale Urblutsytem in zwei verschiedene Saftsysteme differenzirt, in das Lymphsystem und das eigentliche Blutsystem".

Noch entschiedener findet sich dieser Ideengang in Lan-

kester's bekannter Schrift über die Keimblätter (168) ausgesprochen, nur mit dem allerdings sehr wichtigen Unterschied, dass der englische Forscher auch das Wassergefässsystem als einen hierher gehörigen Theil, ja sogar als den Ausgangspunkt für die Bildung des Coeloms und der Blutgefässe ansieht. „Die verschiedenen Gefäss- und Sinussysteme der Triploblastica", heisst es, „können nicht angesehen werden als bedeutsame Differenzirungen, sondern sind vielmehr wenig modificirte oder gesonderte Theile eines und desselben Blutlymphhohlraumes" (p. 334). „Ein Blutlymphgefässsystem tritt in seiner einfachsten Form bei den Plattwürmern auf, wo der Haupttheil der unter dem Namen Wassergefässsystem bekannten Canäle im Mesoderm als der Anfang des Blutlymphgefässsystems angesehen werden muss". Die Canäle sind Aushöhlungen im mesodermalen Gewebe. „Solch eine Aushöhlung, weiter ausgedehnt und ausgeweitet, bildet schliesslich den perivisceralen Raum, den man bei manchen Nemertinen und bei allen Gephyreen, Echinodermen und Chaetopoden antrifft. Wenn Theile dieses Hohlraums von parallelen Theilen getrennt werden und mit den grösseren sinusartigen Räumen entweder communiciren oder nicht communiciren, so sind die Bedingungen gegeben für die weitere Umwandlung dieser primitiven Gefässbildung in distincte Blutgefässe, Lacunen und ein pericardiales Sinussystem, wie bei den Mollusken, oder in ein geschlossenes Gefässsystem, welches im Innern eines perivisceralen Sinus gelegen ist, wie bei den Chaetopoden, oder in geschlossene, Haemoglobin enthaltende, Organe einscheidende Gefässe, wie bei den Blutegeln, oder endlich in grosse sinuöse Hohlräume, welche mittelst eines Lymphgefässsystems in ein geschlossenes Blutgefässsystem einmünden, wie bei den Wirbelthieren" (p. 332).

Auch später hat Lankester (170 p. 417) an der Idee eines gemeinsamen Ursprungs für Coelom und Blutgefässsystem festgehalten, als er einer damals zuerst sich weiter verbreitenden Anschauung folgend die Leibeshöhle für ein Divertikel des Urdarms erklärte. Für ihn blieb die Leibeshöhle „die genetische Quelle der Canäle und Hohlräume des Lymph- und Blutgefässsystems."

Diese Ideengänge begegnen sich mit Anschauungen, welche vornehmlich durch His (165) angeregt auf dem Gebiete der Wirbelthieranatomie gepflegt worden sind und welche alle Hohlraumbildungen im Mesoderm des Wirbelthierkörpers unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen suchen. Demnach würde die Pleuroperitonealhöhle, wie der Arachnoidealsack zum Lymphgefässsystem zu rechnen sein. Ihren Ausdruck fand diese Anschauungsweise in der

Einführung des gemeinsamen Namens „Endothel" für die epithelialen Auskleidungen der Blutgefässe, Lymphgefässe und sinuösen Hohlräume.

Es wird nunmehr unsere Aufgabe sein, die Ansichten, über welche wir hier einen kurzen Ueberblick gegeben haben, auf ihre Verwerthbarkeit zu prüfen. Dabei wird sich ergeben, dass in ihnen unzweifelhaft richtige Gesichtspunkte enthalten sind, dass dieselben aber in der Verallgemeinerung, in welcher sie aufgestellt wurden, nicht aufrecht erhalten werden können. Denn in den beiden Abtheilungen der Enterocoelier und Pseudocoelier sind die Hohlräume der Leibeshöhle morphologisch keineswegs gleichwerthig und stehen daher auch in ganz verschiedenen Beziehungen zum Blutgefässsystem.

Bei unseren Erörterungen sehen wir von den Fällen ab, in denen eine sogenannte primäre Leibeshöhle im Sinne von Claus und Hatschek (102) vorliegt. Als primäre Leibeshöhle bezeichnet Claus (157) (p. 17) den Leibesraum, welcher „bei vielen, namentlich zahlreichen, wirbellosen Thieren zwischen Darmanlage und Körperhaut sehr frühzeitig auftritt, noch bevor die Zellenanlagen der zugehörigen Muskulatur gebildet sind, welcher dem innerhalb beider Zellenschichten der sogenannten Gastrula zurückgebliebenen Zwischenraum entspricht und somit seiner Entstehung nach in der Regel auf die Centralhöhle der Keimblase und demgemäss auf die Segmentationshöhle des sich klüftenden Dotters zurückzuführen ist". Dieser „primären und als solche persistirenden Leibeshöhle gegenüber erscheint die Ablagerung eines Zwischenparenchyms als ein secundärer Process. Wird der Leibesraum durch dasselbe verdrängt, so erhalten wir die parenchymatösen Acoelomier, wird hingegen das zusammenhängende zellige Zwischengewebe oder das mittlere Keimblatt wiederum gespalten, so erscheint die secundäre Leibeshöhle oder Pleuroperitonealhöhle."

Eine „primäre Leibeshöhle", für welche Huxley und Lankester die Namen „Blastocoel" und „Pseudoblastocoel" anwenden, findet sich bei den Rotatorien und den Larven vieler Anneliden (Taf. I Fig. 6) und Mollusken (Taf. I Fig. 11), namentlich bei allen pelagischen Larven vom Trochophora- oder Trochosphaeratypus und bei den Larven der Echinodermen (Taf. I Fig. 10). In einem Theil dieser Fälle ist es ausserordentlich fraglich, ob überhaupt ein Hohlraum vorliegt, oder ob nicht vielmehr der Zwischenraum zwischen Darm und Haut von einer zarten durchsichtigen Gallerte, wie sie pelagischen Thieren eigenthümlich ist, ein-

genommen wird. Die endoprocten Bryozoen, welchen Hatsckek (17) eine primäre Leibeshöhle zuschreibt, besitzen eine Gallertausfüllung zweifellos; auch bei den grossen Larven der Echinodermen kann man sich leicht von der Anwesenheit der dem Körper als Grundlage dienenden Gallerte überzeugen, während in anderen Fällen, wie z. B. bei den Larven des Echiurus in der That ein weiter Hohlraum in der gallertigen Grundsubstanz enthalten ist.

Aus diesen kurzen Bemerkungen geht schon hervor, wie wenig wir über das Wesen des Blastocoels oder der primären Leibeshöhle orientirt sind. Da es ausserdem gar nicht ausgemacht ist, ob zwischen dem Blastocoel und dem Schizocoel ein tiefgreifender Unterschied besteht — wir verweisen hier auf das, was wir über die Mollusken schon früher gesagt haben — so haben wir es für zweckmässiger gehalten, nur die Fälle in's Auge zu fassen, wo umschlossen von einem wohl entwickelten mesodermalen Grundgewebe ein weiter die Eingeweide umhüllender Hohlraum nachgewiesen werden kann. Hier haben wir nun zwei verschiedene Formen der Leibeshöhle zu unterscheiden, 1) die ächte Leibeshöhle der Wirbelthiere, Arthropoden, Gliederwürmer u. s. w. oder das Enterocoel und 2) das Pseudocoel oder das Schizocoel der Plathelminthen und Mollusken; beide werden wir nach Bau, Entwicklung und nach ihrem Verhältniss zum Blutgefässsystem näher charakterisiren.

Das Enterocoel ist genetisch ein Theil des Urdarms, von welchem es sich durch eine beiderseits, links und rechts, erfolgende Einfaltung der Darmwand ablöst; durch diese Entstehungsweise wird es in seiner Anordnung und in seinem definitiven Bau bestimmt. Erstens ist es eine ursprünglich paarige Bildung, ein Sack, welcher durch den Darm und das dorsale und das ventrale Mesenterium in eine linke und rechte Hälfte vollkommen geschieden wird; erst secundär fliessen beide Unterabtheilungen in einen einheitlichen Hohlraum zusammen, indem die Mesenterien eine theilweise oder gänzliche Rückbildung erfahren. Daher kömmt es, dass gerade die ursprünglichsten Formen die Zweitheilung der Leibeshöhle am klarsten zeigen, wie die Chaetognathen und Anneliden, während bei den Wirbelthieren das ventrale, bei den Arthropoden sogar beide Mesenterien verloren gegangen sind. Der primitiven Zweitheilung gegenüber sind alle übrigen Gliederungen der Leibeshöhle in getrennte Räume secundärer Natur, so die Sonderung in metamere Theile, welche bei den Anneliden durch die aus Faltung entstandenen Dissepimente herbeigeführt wird, oder der

Zerfall des Coeloms in die Pleural-, Peritoneal- und Pericardialhöhle bei den Wirbelthieren.

Zweitens ist das Enterocoel von Anfang an mit epithelialen Wandungen versehen, welche den Ausgangspunkt für eine sehr mannigfaltige Organbildung abgeben. Wie wir dies bei den einzelnen Organen noch näher besprechen werden, stammen die Geschlechtsorgane und die Muskeln von den Epithelzellen des Enterocoels ab, ferner alle Excretionsorgane, welche dem Typus der Segmentalorgane folgen, und die Wassergefässe, welche bei den Echinodermen und manchen Gephyreen zum Ausspritzen erectiler Organe, der Tentakeln und Saugfüsschen, benutzt werden. Auch später bleibt das Enterocoel von einem Epithel ausgekleidet, welches ab und zu theilweise oder in ganzer Ausdehnung mit Flimmern bedeckt, meistens aber zu einem dünnen Plattenepithel abgeflacht ist.

Während so das Enterocoel für die Organentwicklung von der allergrössten Bedeutung ist, steht es in keinen direkten Beziehungen zum Blutgefässsystem, und wo solche vorliegen, wie bei den Arthropoden, sind dieselben offenbar secundärer Natur. Das Blutgefässsystem ist in seiner Anwesenheit an die Existenz eines Mesenchyms geknüpft und wird daher bei allen mesenchymlosen Thieren vermisst. Da nun in der Gruppe der Enterocoelier die Bildung des bleibenden Mesenchyms meist von den Wandungen der Leibeshöhle ausgeht, ohne dass aber eine solche Differenzirung überall vorhanden zu sein braucht, so ergiebt sich von selbst der durch zahlreiche vergleichend anatomische Thatsachen bewiesene Satz, dass die Leibeshöhle in der Reihe der Enterocoelier früher auftritt als das Blutgefässsystem. Zum Beweis führen wir die Chaetognathen und Nematoden an, deren Körper, fast allein von Stützlamellen gefestigt, die Blutgefässe vollkommen vermissen lässt.

Auch ontogenetisch behauptet das Enterocoel seine Priorität. Bei den Wirbelthieren hat sich die „Spaltung“ des Mesoblasts in Darm- und Hautfaserblatt, welche zur Bildung der Leibeshöhle führt, längst vollzogen, ehe die ersten Gefässe im Darmfaserblatt des Dottersacks auftreten; und ebenso geht bei den Anneliden und Arthropoden die Leibeshöhle in ihrer Entwicklung den Gefässen voraus.

Hierbei ist uns ferner wichtig, dass die Blutgefässe unabhängig von der Leibeshöhle entstehen, wie dies so ausserordentlich schön und überzeugend bei den Wirbelthieren zu erkennen ist. Wenn auch noch viel über die histologischen Details gestritten

wird, so ist doch das Eine klar, dass die Lymph- und Blutgefässe zuerst nur Lücken sind, welche sich in dem Mesenchym des stark verdickten Darmfaserblatts durch theilweise Verflüssigung des Gewebes und Umwandlung der Zellen zu Blutkörperchen gebildet haben. Die Communicationen, welche beim entwickelten Thier zwischen dem Coelom und den Lymphgefässen existiren, sind secundäre Bildungen. Morphologisch ist es daher unrichtig, die Leibeshöhle zu den grossen Lymphräumen zu rechnen, wie sie als Arachnoidealsack das Centralnervensystem umhüllen, den niederen Wirbelthieren noch völlig fehlen und auch bei den höheren relativ spät angelegt werden.

Weniger bestimmt können wir uns über das Verhältniss des Blutggefässsystems zur Leibeshöhle bei den Arthropoden äussern, wenn es auch wenig wahrscheinlich ist, dass die für die Wirbelthiere gewonnenen Anschauungen nicht auch für die Gliederthiere Geltung haben sollten. Genaue entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen liegen in der Literatur über diesen Gegenstand nicht vor; Balfour (111) hält es für wahrscheinlich, dass bei den Spinnen das Herz zunächst als ein solider Zellenstrang angelegt wird, der sich später aushöhlt, indem ein Theil der Zellen die Wandung des Herzens, ein anderer die in ihm enthaltenen Blutkörperchen liefert, wie dies ja auch bei den Wirbelthieren der Fall ist; aber aus seiner Darstellung lässt sich entnehmen, dass der Verfasser diesem Punkt wenig Beachtung geschenkt hat. Wir selbst sind bei unseren Untersuchungen noch zu keinem bestimmten Resultat gelangt. Und so würde es zur Zeit noch rathsam sein, bei der Erörterung der Beziehungen die vergleichende Anatomie in erster Linie zu berücksichtigen, wenn leider nicht auch der auf diesem Weg zu erhaltende Aufschluss unbefriedigend ausfiele. Wenn bei den Insekten Blutgefässe und Leibeshöhle mit einander communiciren, so kann daraus keineswegs gefolgert werden, dass beide genetisch zusammengehören, dass die Blutgefässe abgeschnürte Theile der Leibeshöhle sind. Denn das Blutgefässsystem ist bei den Insekten in Folge der Tracheenathmung hochgradig rückgebildet.

Auch bei den Crustaceen liessen sich Thatsachen zusammenstellen zu Gunsten der Ansicht, dass das Blutgefässsystem als ein Abkömmling der Leibeshöhle zu betrachten sei. Doch würde es mit der Beweiskraft dieser Thatsachen nicht besser bestellt sein, als bei den Tracheaten. Die niederen Krebse, bei denen die Leibeshöhle als ein grosser Blutsinus fungirt, sind kleine Thiere,

bei denen das Blutgefässsystem ebenfalls rückgebildet ist, so dass vielfach sogar das Herz fehlt. Dass aber bei Thieren von geringer Körpergrösse die Blutgefässe überflüssig werden und sich rückbilden, dafür liefern ein lehrreiches Beispiel die Acariden, bei denen von dem reichen Blutgefässsystem der übrigen Araneen auch nicht einmal das Herz erhalten geblieben ist. Auch haben die Untersuchungen der Neuzeit gezeigt, dass unsere Kenntnisse von der Beschaffenheit des Gefässsystems bei niederen Crustaceen sehr ungenügend sind. Bei parasitischen Copepoden, bei denen man bisher nicht einmal ein Herz kannte, ist in jüngster Zeit von v. Beneden (113) und v. Heider (122) ein Blutgefässsystem nachgewiesen worden. Heider beschreibt dasselbe als „ein weit ausgebreitetes System geschlossener Gefässe, welche in keiner unmittelbaren Verbindung mit den Räumen der Leibeshöhle stehen. Als Centralorgan findet sich kein Herz, sondern zwei bauchseitig unter und neben dem Darm verlaufende Längsgefässstämme, sowie ein über die Rückenseite verlaufender, über dem Darm und zwischen den paarigen Geschlechtsdrüsen gelagerter Längsstamm."

Eine Lösung der uns beschäftigenden Frage ist übrigens nicht wohl möglich ohne Berücksichtigung der gegliederten Würmer, die wahrscheinlich doch die Stammformen der Arthropoden sind. Bei diesen ist das Gefässsystem einfacher Natur, indem es nur aus Längsgefässen und Quergefässen besteht, aber es ist gegen die Leibeshöhle völlig abgeschlossen. Anatomisch gleicht es somit dem Gefässapparat der Copepoden und könnte ganz gut als ein Vorläufer desselben gelten. Entwicklungsgeschichtlich wissen wir durch Kowalevsky, dass die Gefässe bei Lumbricus aus Zellen hervorgehen, welche zwischen Darmdrüsenblatt und Darmfaserblatt liegen und von letzterem abstammen, was denn ganz an die Verhältnisse der Wirbelthiere erinnert.

Unsere Erörterungen führen demnach zu dem Resultat, dass die Leibeshöhle der Enterocoelier früher als das Blutgefässsystem erscheint, dass das letztere sich unabhängig von ihr aus Spalten und Lücken des Mesenchyms entwickelt und dass die Anwesenheit von Communicationen zwischen beiden Hohlraumsystemen bei den Arthropoden erst secundär erworben wurde.

Das Alles kat keine Gültigkeit für die Pseudocoelier, unter denen wir die mit einem Blastocoel ausgestatteten Rotatorien und Bryozoen aus oben erörterten Gründen ausser Acht lassen

und uns nur auf die Plathelminthen und Mollusken beschränken wollen. Die niedrigsten dieser Formen, die Plathelminthen, haben überhaupt keinen ansehnlichen Hohlraum im Inneren des Körpers, wenn wir vom Darmcanal absehen. Immerhin beginnt bei den Plattwürmern sich eine sehr primitive Art Gefässsystem, ein System von Spalträumen, bemerkbar zu machen, in denen der ernährende Gewebssaft zu circuliren vermag; bei einem Theil, den Nemertinen, kömmt es sogar zur Sonderung besonderer blutführender Canäle. Aehnlichen Zuständen begegnen wir bei den niedersten Mollusken, den Schnecken und Muscheln, doch ist hier insofern eine höhere Entwicklungsstufe erreicht, als ein Herz mit Vorkammern, welches sich eine Strecke weit in wohl geschlossene Gefässe fortsetzt, zur Anlage gelangt ist. Nach einiger Zeit öffnen sich die Gefässe in weite Sinus, welche namentlich im Umkreis der Eingeweide sehr ansehnlich sind und bei den Schnecken sich sogar zu einem einheitlichen Leibesraum vereinigen können. Ein besonderer Sinus, der Herzbeutel, umgiebt den Herzschlauch und fungirt zugleich als ein Sammelort für einen Theil des nach dem Herzen strömenden Blutes.

Bei den Cephalopoden endlich kommt es zu einer Trennung des Blutgefässsystems von der Leibeshöhle, wobei letztere den Charakter eines weiten, die Eingeweide bergenden Raums annimmt; aber es lässt sich entwicklungsgeschichtlich beweisen, dass es sich hier nur um eine höhere Differenzirung der bei den niederen Mollusken beobachteten Verhältnisse handelt; denn Blutgefässsystem und Leibeshöhle durchlaufen während des Embryonallebens ein Stadium, welches bei den übrigen Mollusken sich dauernd erhält; sie werden als ein System communicirender Spalträume angelegt und bilden sich erst allmählich aus dieser indifferenten Anlage hervor.

Für die Mollusken und die ihnen angeschlossenen Formen gilt daher die so weit verbreitete Ansicht, dass Leibeshöhle und Blutgefässsystem mit einander nahe verwandt sind; von ihnen ist der Satz dann mit Unrecht auf die übrigen Thiere verallgemeinert worden, wobei man verschiedenartige Gebilde als einander gleichwerthig betrachtete. Will man die Vergleichungen richtig ziehen, so muss man Leibeshöhle und Blutgefässsystem der Mollusken dem Blut- und Lymphgefässsystem der Wirbelthiere gegenüberstellen. Man kann dabei den Namen „Leibeshöhle“ für beide Fälle beibehalten, wenn man sich nur bewusst bleibt, dass hierdurch nur eine physiologische Gleichartigkeit ausgedrückt wird, dass dagegen zwei

morphologisch völlig verschiedene Bildungen vorliegen. Dem letzteren Gesichtspunkt kann man dadurch zu seinem Rechte verhelfen, dass man die Leibeshöhle das eine Mal als Enterocoel, das andere Mal als Schizocoel näher kennzeichnet.

Entsprechend seiner abweichenden Entwicklungsweise ist das Schizocoel auch anatomisch vom Enterocoel leicht zu unterscheiden. Ihm fehlt eine besondere epitheliale Auskleidung; es ist ein unregelmässiger Raum, an dessen Wand die Eingeweide zwar angewachsen sein können, ohne dass es jedoch zur Bildung eines dorsalen und ventralen Mesenteriums kömmt; es steht endlich in keiner engeren Beziehung zu den wichtigen Organsystemen, zu deren näherer Betrachtung wir uns im Folgenden wenden.

3. Die Geschlechtsorgane und das Excretionssystem.

Die Häufigkeit, mit welcher der vergleichende Anatom zwei in ihren Functionen verschiedene Systeme, die Geschlechts- und die Excretionsorgane, unter einander vereinigt findet, ist Veranlassung geworden, beide als Theile eines gemeinsamen Apparats unter dem Namen „Urogenitalsystem" zusammenzufassen. In der That ist es auch nicht schwer, eine gewisse Aehnlichkeit in der Functionsweise beider Organe nachzuweisen und darin einen Grund zu ihrer Vereinigung zu erkennen. Beidesmal werden Stoffe erzeugt, welche für die weitere Entwicklung des Thierkörpers nicht mehr bestimmt sind und nach aussen geleitet werden müssen. Kein Wunder daher, dass die Excretionsorgane ausser den Excreten vielfach auch die Geschlechtsproducte aus dem Körper entfernen.

Indessen kann von einem Urogenitalsystem nur bei einem Theil der Thiere die Rede sein, indem bei einem anderen Theil die Vereinigung, welche eine solche Benennung rechtfertigen würde, ausgeblieben ist, und die Geschlechtsorgane ihre eigenen Ausführwege entwickelt haben. Die Wirbelthiere, gegliederten Würmer, Chaetognathen, Brachiopoden besitzen ein Urogenitalsystem, die Plattwürmer, Mollusken, Rotatorien dagegen getrennte Geschlechtsorgane und Nieren. Den Grund zu dieser Verschiedenheit haben wir darin zu suchen, dass das physiologische Moment nicht ausreicht, um eine Vereinigung anzubahnen, dass vielmehr noch weiter günstige anatomische Vorbedingungen gegeben sein müssen. Das ist aber nur bei den Enterocoeliern der Fall, bei denen Geschlechtsorgane und Excretionsorgane von einem gemeinsamen Mutterboden, dem Epithel der Leibeshöhle, abstammen; nur bei

ihnen sehen wir daher in der Mehrzahl der Fälle — die Ausnahmen werden wir noch besonders besprechen — eine Vereinigung vollzogen, welche bei allen Pseudocoeliern unterblieben ist.

Wir haben hier im Allgemeinen auf einen fundamentalen Unterschied zwischen den Enterocoeliern und den Pseudocoeliern in der Beschaffenheit des Urogenitalsystems aufmerksam gemacht und werden diesen Gedanken jetzt weiter durchführen, indem wir zuerst Bau und Entwicklung der Geschlechtsorgane und darauf der Excretionsorgane in beiden Abtheilungen einander gegenüberstellen.

Die Geschlechtsorgane der Enterocoelier entstehen aus dem Epithel der Leibeshöhle, wie dies für die Mehrzahl der Formen sicher bewiesen und für die übrigen nach Analogie wahrscheinlich ist. In der ganzen Abtheilung der Anneliden, denen sich auch die Gephyreen anschliessen, liegen die Geschlechtsproducte bis zu ihrer Reife im Epithel der Leibeshöhle, um sich dann loszulösen und in die Leibeshöhle selbst zu gerathen. Da die Oligochaeten und Hirudineen offenbar nur umgewandelte polychaete Anneliden sind, so werden sie auch in dieser Hinsicht sich mit ihnen gleich verhalten; in der That möchte es auch nicht schwer fallen, die Geschlechtsbläschen in beiden Abtheilungen als abgekapselte Theile der Leibeshöhle hinzustellen.

Bei den Wirbelthieren sind die ersten Anlagen der Keimproducte in den Ureiern gegeben; diese liegen bei männlichen und weiblichen Embryonen im Keimepithel, welches seinerseits nichts ist, als ein Theil des Peritonealepithels. Das gleiche Verhalten haben wir auch für die Arthropoden aufgefunden. Die Geschlechtsorgane im fertigen Zustand sind hier langgestreckte Röhren, welche nach Aussen münden und durch ihren Bau einen ektodermalen Ursprung so sehr wahrscheinlich machen, dass in der That auch Balfour (111) sich kürzlich für eine solche Entstehungsweise ausgesprochen hat, wenn auch nur in bedingter Form. Aber auch hier lässt sich der Zusammenhang mit grossen, im Peritonealepithel gelegenen Zellen nachweisen, welche als Ureier bezeichnet werden können. Von den Arthropoden wiederum ist der Rückschluss auf die Rundwürmer gestattet. Nicht allein sind die Geschlechtsorgane dieser Thiere Röhren, die an ihrem blindgeschlossenen fadenartig ausgezogenen Ende ein Keimepithel bergen und hierin ausserordentlich mit den Genitalröhren der Insekten übereinstimmen, sondern die Uebereinstimmung erstreckt sich auch auf die Entwicklungsweise. Die jüngsten Stadien der Geschlechtsorgane sind durch Claus (78) und Leuckart (81) bei verschie-

denen Nematoden bekannt geworden und sind geschlossene ovale und solide Körper. „Die kleine und helle Geschlechtsanlage liegt ungefähr in der Mitte des Chylusdarms auf der ventralen Innenfläche der Körperwände und hat im Längsschnitt eine fast bohnenförmige Gestalt. Sie misst nur selten über 0,018 Mm und hat bis auf einen oder einige wenige darin eingeschlossene Kerne „ein völlig homogenes Aussehen“. „Bei den männlichen Thieren wächst nun dieser Zellenhaufen in einen spindelförmigen Schlauch aus, der sich besonders nach hinten zu verlängert und schliesslich mit dem Mastdarm in Verbindung tritt. Dieselbe Formveränderung geht mit der Genitalanlage der Weibchen in denjenigen Fällen vor sich, in denen die Schläuche symmetrisch in der Körperwand angebracht sind.“ Wie bei den Insekten sind somit die Geschlechtsorgane bei den Nematoden ursprünglich solide, in der Leibeshöhle liegende Körper, später nach Aussen mündende Röhren.

In der Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane gleichen die Enterocoelier dem Gesagten zufolge den Actinien, weil beidesmal in letzter Instanz das Epithel des Urdarms die Keimlager erzeugt, weil ferner die Keimlager in die Divertikel des Urdarms zu liegen kommen, welche bei den Actinien mit dem Darm im Zusammenhang bleiben, bei den Enterocoeliern sich zur Leibeshöhle abschnüren. Dagegen unterscheiden sie sich von den Pseudocoeliern, bei denen schon durch den Mangel des Enterocoels eine verschiedene Entwicklungsweise den Geschlechtsorganen vorgeschrieben ist.

Aus welchen Keimblättern die Geschlechtsorgane der Pseudocoelier stammen, ist leider bisher noch in keinem Falle mit Sicherheit bewiesen. Die gewöhnlichen Angaben lauten, dass Zellengruppen des Mesenchyms durch Theilung und Wachsthum die Eier und Spermatozoen liefern. In diesem Sinne haben sich Hatschek (17) für Pedicellina, Rabl (69) für die Mollusken, Hoffmann (41) und Kennel (45) für die Nemertinen ausgesprochen. Indessen sind auch Stimmen laut geworden, welche die Geschlechtsorgane auf die Epithelien der beiden primitiven Keimblätter zurückführen. Im Anschluss an v. Beneden (1) lässt Hallez (30) bei den Turbellarien die Eier vom Entoblast, die Spermatozoen vom Ektoblast abstammen; für die Mollusken hat Fol eine Zeit lang dieselbe Ansicht behauptet. — Wenn wir nun auch durch zahlreiche Analogien dazu berechtigt sind, eine verschiedene Entstehung der Eier und Spermatozoen auszuschliessen, so wäre es doch immer möglich, dass die beiden letztgenannten Forscher mit der Annahme eines epithelialen Ursprungs Recht hätten. Im All-

gemeinen würde dies zu unseren anderweitigen Erfahrungen passen, da ausser bei den Spongien (F. E. Schulze 10) bisher noch nirgends eine mesenchymatöse Anlage der Geschlechtszellen beobachtet worden ist.

Während bei den Enterocoeliern besondere Ausführgänge der Geschlechtsorgane nur den Arthropoden und den Nematoden zukommen und in allen übrigen Fällen durch die sogleich noch genauer zu besprechenden Segmentalorgane ersetzt werden, sind bei den Pseudocoeliern stets Ausführwege vorhanden, welche sich sogar meist durch eine äusserst complicirte Beschaffenheit auszeichnen; sie sind die Sammelcanäle, in welche die einzelnen Schläuche der Geschlechtsdrüsen einmünden.

Was nun zweitens die Excretionsorgane anlangt, so folgen dieselben bei den Enterocoeliern dem gemeinsamen Typus der Segmentalorgane. In ihren einfachsten Formen, bei den Chaetognathen, sind sie Durchbrechungen der Leibeswand, welche Communicationen der Leibeshöhle nach aussen bedingen und nicht unpassend schon öfters mit den Poren im Mauerblatt der Actinien und am Ringcanal der Medusen verglichen worden sind (93). In vervollkommneter Gestalt treten sie uns bei den Anneliden und Brachiopoden entgegen als gewundene Canäle, welche in der Leibeshöhle mit einem Wimpertrichter beginnen, die Muskelwand durchbohren und einzeln nach Aussen münden. Aus ähnlichen Anlagen entwickelt sich die Niere der Wirbelthiere, wenn auch die Verbindung mit der Leibeshöhle nur noch bei den niedersten Formen besteht und ein weiterer wichtiger Unterschied dadurch herbeigeführt wird, dass alle segmentalen Gänge sich mittelst eines gemeinsamen Ausführungsgangs nach Aussen öffnen. Bei den Arthropoden sind typische Segmentalorgane nur beim Peripatus (112) erhalten, bei allen übrigen Tracheaten rückgebildet und durch Excretionsorgane von ganz anderer morphologischer Bedeutung, zu meist durch die Malpighi'schen Gefässe, ersetzt. Für ihre einstmalige Existenz bei den Crustaceen liegen ebenfalls Anzeigen vor, indem es als sehr wahrscheinlich angesehen werden muss, dass die in homodynamer Reihe auftretenden Schalen- und Antennendrüsen die letzten stark modificirten Reste einer Reihe von Segmentalorganen sind (Claus 116), (Grobben 119. 120). Ob endlich auch die Excretionsorgane der Nematoden zu den hier behandelten Organen gehören, lässt sich bei der ungenügenden Kenntniss, welche wir von ihrem Bau und ihrer Entwicklung besitzen, nicht entscheiden; dass sie nur in einem Paar vorhanden sind, würde zwar

nicht in Betracht kommen, da ja die Segmentalorgane sich aus einfachen, nicht metamer angeordneten Organen entwickelt haben müssen, dagegen ist es wichtig, dass bisher noch keine Verbindungen mit der Leibeshöhle beobachtet worden sind.

Ueber die Entwicklung der Segmentalorgane liegen sichere Beobachtungen nur für die Wirbelthiere vor und zeigen, dass ihre Drüsengänge vom Epithel der Leibeshöhle in ähnlicher Weise abstammen, wie Drüsen vom Epithel des Darmes oder von der Epidermis, indem sie als solide, später sich aushöhlende Zellstränge in das unterliegende Gewebe wuchern. Aehnliches hat Kowalevsky (105) bei Anneliden beobachtet. „Die jüngsten Segmentalorgane“, heisst es in der Entwicklungsgeschichte des Lumbricus, „zeigen einen kleinen Haufen von Zellen, welche auf der kaum gebildeten vorderen Wand jedes Dissepiments aufsitzen und frei in die Höhle des Segments hineinragen; wenn man diesen Haufen genauer und bei stärkerer Vergrösserung mustert, so genügt es, um in demselben eine Ausstülpung der hinteren Wand des Dissepiments und in dieser schon ein schwach ausgesprochenes Lumen zu erkennen“. Der Verwerthbarkeit dieser Angaben thut aber die Darstellung Hatschek's (102) Abbruch, welcher die Segmentalorgane der Anneliden als Zellenreihen auftreten lässt, welche unabhängig von der Leibeshöhle zwischen ihr und der Körperoberfläche liegen, nach unserer Definition somit dem Mesenchym angehören und erst secundär sich mit der Leibeshöhle verbinden. Die Entwicklung der Schalendrüse der Daphniden aus dem Mesoblast wurde neuerdings von Grobben (119) beobachtet, jedoch nicht genau genug, um die Frage zu entscheiden, ob sie in Beziehung zur Leibeshöhle steht oder nicht.

Da wir uns bei der Erörterung der Beobachtungen auf einem unsicheren Boden bewegen, so haben wir ein Recht auf Analogieen grösseres Gewicht zu legen und dem entsprechend bei der Frage nach dem Ursprung der Segmentalorgane die an Wirbelthieren gewonnene sichere Erfahrung als Ausgangspunkt zu benutzen. Das würde uns aber bestimmen bei allen Enterocoeliern die Segmentalorgane vom Epithel der Leibeshöhle abzuleiten.

So sind in der Beschaffenheit der Segmentalorgane zwei Momente gegeben, welche eine Vereinigung mit dem Geschlechtsapparat begünstigen; erstens sind sie nach der Leibeshöhle zu geöffnet, welche ursprünglich jedenfalls zur Aufnahme der Geschlechtsprodukte dient,

wie es bei den Actinien die Radialkammern thun, zweitens entwickeln sie sich aus demselben Epithel, wie die Geschlechtsorgane.

Von den Segmentalorganen wurden neuerdings die Excretionsorgane der Plattwürmer, Rotatorien und Mollusken, d. h. der Pseudocoelier auf Grund anatomischer Verschiedenheiten von Fraipont (27) als Gebilde von differenter morphologischer Bedeutung getrennt. Allein die Verschiedenheiten sind weder in die Augen springend noch sind sie durchgreifend. Bei den ersten beiden Gruppen stellen die Organe ein verästeltes, aus starken Hauptästen und schwachen anastomosirenden Nebenzweigen bestehendes Gefässsystem vor, dessen Enden mit flimmernden Oeffnungen versehen sind und mit den Spalten des Mesenchyms, den Anfängen des Schizocoels, communiciren. Aber der Charakter der Verästelung gilt nicht für die Nieren der Mollusken, welche, — sowohl die embryonalen Vornieren als auch die bleibenden Nieren —, einfache mit der Leibeshöhle, resp. dem Herzbeutel, zusammenhängende Gänge sind. Gleichwohl glauben wir nicht, dass Fraipont Unrecht daran gethan hat, einen Unterschied zwischen beiden Formen der Segmentalorgane festzustellen, wenn wir auch diese Idee in anderer Weise begründen. Die Excretionsorgane entstehen nämlich keinenfalls aus dem Epithel der Leibeshöhle, da ein solches überhaupt fehlt; entweder sind sie Einstülpungen des Ektoblasts, wie dies Fol (57) und Bütschli (51) für die Mollusken behaupten, oder sie sind Differenzirungen des Mesenchyms, wie es Rabl (69) und Hatschek (59) annehmen, und gehen aus Zellenreihen hervor, welche erst später der Länge nach sich zu einem Canal aushöhlen. In beiden Fällen würden sie in anderer Weise gebildet werden als die Segmentalorgane der Enterocoelier; ihre Verbindungen mit der Leibeshöhle und dem Gefässsystem würden secundärer Natur sein, ganz abgesehen davon, dass diese Verbindungen mit den Wimpertrichtern der Segmentalorgane nicht auf gleiche Stufe gestellt werden könnten, da Enterocoel und Schizocoel nicht homolog sind.

Für eine Unterscheidung der beiden Formen der Excretionsorgane sprechen endlich noch zwei Momente, von denen das eine von Fraipont ebenfalls schon geltend gemacht worden ist. Bei manchen Anneliden kommen beide Excretionsorgane zugleich und neben einander vor; die Larven haben die sogenannte Kopfniere, welche in ihrer Verästelung und im Besitz der Flimmerläppchen an die Nieren der Plattwürmer und Rotatorien erinnert; sie geht zwar später

als ein Larvenorgan verloren; ehe aber dies noch eingetreten ist, bilden sich unabhängig von ihr die Segmentalorgane im gegliederten Rumpfe der Larve aus, um später allein zu functioniren. Zweitens stehen die Excretionsorgane niemals mit den Geschlechtsorganen in Verbindung, was bei den Enterocoeliern die Regel ist. Es erklärt sich dies daraus, dass beide Theile weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich in gemeinsamer Weise mit der Leibeshöhle verknüpft sind.

Zum Schluss stellen wir noch einmal kurz die Gegensätze einander gegenüber, welche zwischen Enterocoeliern und Schizocoeliern im Bereich des Urogenitalsystems hervorzuheben sind. *Bei den Enterocoeliern entwickeln sich Excretions- und Geschlechtsorgane vom Epithel der Leibeshöhle aus und stehen mit der letzteren stets anfänglich, vielfach sogar dauernd in Verbindung; daher stammt die Neigung, welche in der ganzen Gruppe beobachtet wird, einen Theil der Excretionsorgane zu Ausführwegen der Geschlechtsorgane umzuwandeln. Bei den Pseudocoeliern haben beide Organsysteme räumlich gesonderte Anlagen, deren Abstammung noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen ist. Mit dem Schizocoel unterhalten die Geschlechtsorgane gar keine Beziehungen, die Excretionsorgane dagegen stehen mit ihm nur in secundärer Verbindung, daher bleiben beide Organsysteme stets völlig unabhängig von einander.*

4. Die Muskulatur.

Den Gegensatz in der Beschaffenheit und der Entwicklungsweise der Muskeln können wir kurz als den *Gegensatz der epithelialen und mesenchymatösen Muskeln* bezeichnen. Die epithelialen Muskeln sind charakteristisch für die Thiere mit einem Enterocoel, die mesenchymatösen dagegen können zwar bei diesen auch vorkommen, wie wir dies sogleich noch näher erläutern werden, treten aber dann hinter den epithelialen Muskeln zurück; sie bilden dagegen das ausschliessliche Muskelelement bei den Pseudocoeliern, welche entweder überhaupt keine Leibeshöhle oder doch nur ein Schizocoel besitzen.

Unter epithelialen Muskeln verstehen wir Muskeln, welche ursprünglich von Epithelflächen ausgeschieden worden sind, wie

dies am schönsten bei den Medusen und Actinien zu verfolgen ist. Bei den Bilaterien ist die myogene Fläche die epitheliale Auskleidung der Bauchhöhle und zwar wohl ausnahmslos das parietale Blatt. Die Epithelzellen erzeugen an ihrer Basis Muskelfibrillen, welche bald von grosser Feinheit wie bei den Chaetognathen, bald derber wie bei den Nematoden, stets in parallelen Lagen angeordnet sind. Vielfach ist nur eine longitudinale Lage vorhanden (Chaetognathen), noch häufiger jedoch gesellt sich zu ihr eine zweite circuläre Lage; die Bildung gekreuzter Muskellagen von demselben Epithel aus hat gleichfalls ihr Analogon unter den Zoophyten bei den Siphonophoren und Medusen. Bei vielen Medusen scheidet sogar dieselbe Zellenschicht Muskelfasern verschiedener Structur aus, so dass bei Geryonia z. B. das subumbrellare Epithel zu den nie fehlenden, circulären, quergestreiften Muskeln noch radiale Stränge glatter Muskelfasern hinzufügt.

Von Enterocoeliern, bei denen die Muskelfasern in einer glatten Lage ausgebreitet sind, können wir nur wenige Beispiele anführen. Ausser dem Protodrilus Leukartii sind es noch einige Nematoden, wie z. B. Ascaris acuminata (Schneider). Dagegen tritt die beschriebene Anordnung sehr häufig während der Entwicklung auf, bei den Larven der Chaetognathen (O. Hertwig) (93) und Polygordien (Hatschek) (102), bei den Embryonen der ächten Anneliden (Hatschek (102) und Kleinenberg) u. s. w. In allen diesen Fällen geht sie einer höheren Entwicklungsform voraus, indem sich die anfänglich glatte Fibrillenlamelle einfaltet und Muskelblätter liefert, welche wie die Blätter eines Buches parallel neben einander liegen. Der Einfaltungsprocess kann sich wiederholen, so dass auf den Hauptblättern secundäre Muskelblätter aufsitzen und dann die gefiederte Anordnung der Muskelfibrillen hervorrufen, welche wir durch Claparède (100) vom Regenwurm kennen.

Bei den Wirbelthieren endlich erreicht die epitheliale Muskulatur zwei weitere Differenzirungsstufen in dem sogenannten Muskelkästchen und im Fibrillenbündel, welche beide nicht mehr einer Epithelfläche angehören, sondern im Mesenchym eingeschlossen sind. Hier sind zahlreiche Fibrillen unter einander vereinigt und erzeugen gemeinsam mit den Muskelkörperchen, den myogenen Zellen, eine neue Einheit, welche anfänglich direct in das Mesenchym eingebettet ist, bei fortschreitender Entwicklung aber von einer besonderen Umhüllung, dem Sarkolemm, umgeben wird. Die Beziehungen zum Epithel sind in beiden Fällen beim ausge-

bildeten Thiere nicht mehr erkennbar, sie können aber noch nachgewiesen werden, wenn man in der Weise, wie wir es bei Tritonen und Petromyzonten gethan haben, auf frühe Stadien der Ontogenese zurückgreift; dabei ergeben sich dann im Princip die gleichen Verhältnisse, welche wir zuerst bei den Coelenteraten beobachtet haben, wo ebenfalls Bündel epithelialer Fibrillen secundär vom Mesenchym umwachsen werden.

Mit den Wirbelthieren stimmen die Arthropoden überein, indem ihre Muskulatur sich aus Fibrillenbündeln, welche von einem Sarkolemm umschlossen sind, zusammensetzt. Dadurch wird auch hier eine Abstammung vom Epithel der Leibeshöhle wahrscheinlich, obwohl wir noch keine beweisenden Beobachtungen für diese Vermuthung beibringen können.

Der Ueberblick, welchen wir über die verschiedenen Formen des epithelialen Muskelgewebes gegeben haben, lässt uns als das einfachste Element desselben die Muskelfibrille erkennen. Es ist dabei für die morphologische Auffassung vollkommen gleichgültig, ob die Muskelfibrille quergestreift ist, wie bei den Wirbelthieren und Arthropoden, oder glatt, wie bei den meisten Würmern. Schon seit langem hat ja die vergleichende Untersuchung des Muskelgewebes zu dem Resultat geführt, dass es sich bei dieser Unterscheidung nur um verschiedene Entwicklungsstufen der contractilen Substanz handelt, welche nicht durch morphologische, sondern einzig und allein durch physiologische Verhältnisse bestimmt werden. Das Einzelthier des Hydroidenstöckchens hat glatte Muskelfibrillen, wenn es als träger Hydroidpolyp am Stöckchen sitzen bleibt; es erhält dagegen quergestreifte Fibrillen, wenn es sich als behende Meduse zu einem frei beweglichen Dasein ablöst. Die Muskeln des Tentakelapparats der Ctenophoren sind für gewöhnlich glatt, und nur an den Seitenfäden von Euplocamis, welche sich ganz besonders kräftig zusammenziehen können, sind sie quer gestreift; und so liessen sich noch zahlreiche andere Beispiele als Illustrationen des ausgesprochenen Satzes zusammenstellen.

Die grosse Mannigfaltigkeit, welche das epitheliale Muskelgewebe in seiner Erscheinungsweise bekundet, wird nur durch die verschiedene Combination seiner Elementartheile bedingt. Diesen Gesichtspunkt müssen wir fest im Auge behalten, wenn wir bei einer Vergleichung überall die gleichwerthigen Theile einander gegenüberstellen wollen. Bisher ist das nicht geschehen, wie wir denn fast in allen Arbeiten sehen können, dass die Muskelfibrille

einer Meduse oder eines Wurmes dem Fibrillenbündel der Wirbelthiere und Arthropoden verglichen worden ist. Im Allgemeinen muss es als ein wichtiges Merkmal des epithelialen Muskelgewebes angesehen werden, dass seine Elementartheile, die Fibrillen, niemals einzeln, sondern stets zu höhern Einheiten combinirt auftreten. Als solche höhere Einheiten haben wir die Muskellamelle, das Muskelblatt und das Muskelprimitivbündel kennen gelernt. Ueberall kommt die Fibrille nicht als Einzelgebilde, sondern nur als Theil eines Ganzen zur Geltung.

Wenn wir von der Structur und der Entwicklungsweise absehen, so ist das epitheliale Muskelgewebe drittens noch durch die grosse Regelmässigkeit, mit welcher seine Fasern im Körper verlaufen, gekennzeichnet. Die Theile eines Muskels oder einer Muskellamelle sind einander genau parallel und werden nicht durch anderweitig gerichtete Fasern durchkreuzt. Sie sind stets von Anfang an in einer übersichtlichen und einfachen Weise angeordnet und werden erst bei fortschreitender Differenzirung mehr durch einander geworfen. Bei den niederen Würmern finden wir nur eine Ring- und eine Längsfaserschicht; bei dem Amphioxus und den Cyclostomen ist vorwiegend die letztere ausgebildet, die erstere dagegen rudimentär. Aus der Längsfaserschicht sind wahrscheinlich die complicirten Muskelsysteme der übrigen Wirbelthiere im Anschluss an das Auftreten von Extremitäten entstanden. Wie einfache Muskellagen sich zu verschieden verlaufenden Muskelgruppen differenziren können, dafür liefern uns die Actinien interessante Beispiele, da bei ihnen die Längsfasern der Septen durch Einfaltung Muskelschichten mit einer abweichenden Faserrichtung erzeugen (3). Aehnliche Vorgänge mögen vielleicht auch bei den Wirbelthieren thätig gewesen sein. Mag aber auch die Anordnung der Muskulatur sich noch so sehr compliciren, stets bleibt doch der Grundcharakter der epithelialen Muskulatur, die parallelfaserige Beschaffenheit des Einzelmuskels, gewahrt.

Während epitheliale Muskeln bei den Pseudocoeliern fehlen, da diese nicht mit den myoblastischen Epithelschichten eines Enterocoels ausgestattet sind, können mesenchymatöse Muskeln in beiden Abtheilungen vorkommen, wie ja auch das Mesenchym nicht auf eine derselben beschränkt ist. Doch ist immerhin ein Unterschied vorhanden. Bei den Pseudocoeliern sind die mesenchymatösen Muskeln die einzigen contractilen Elemente und vermitteln daher allein die Körperbewegungen; bei den Enterocoeliern dagegen treten sie in den Fällen, wo sie beobachtet wer-

den, mehr ergänzend zur reichlich entwickelten Körpermuskulatur hinzu; dadurch wird ihnen von Anfang an eine untergeordnete Rolle im Organismus angewiesen. Sie dienen gleichsam zur Aushülfe, werden dazu verwandt, Organe, welche ursprünglich der contractilen Elemente entbehrten, mit solchen zu versorgen, und so sehen wir sie überall die Functionen der unwillkürlichen oder organischen Muskeln erfüllen.

Nach dieser kurzen Vorbemerkung werden wir die mesenchymatösen Muskeln von denselben Gesichtspunkten aus betrachten, wie wir es im Obigen mit dem Epithelmuskelgewebe gethan haben. Wir werden dabei nach einander ihre Entwicklungsweise, ihren Bau und ihre Anordnung in's Auge fassen.

In allen Fällen, wo mesenchymatöse Muskelfasern beobachtet werden, entweder in der Körpermuskulatur der Plattwürmer, Mollusken, Rotatorien und Bryozoen oder in den Geweben der Annelidenlarven oder endlich in den Darmwandungen der Arthropoden und Wirbelthiere, schliessen sie sich in ihrer Entwicklung an die Zellen der Bindesubstanz an; sie sind kurzweg als besonders differenzirte Zellen der Bindesubstanz anzusehen. Am längsten ist dieser Entwicklungsprocess von den Ctenophoren bekannt; über die Mollusken und Bryozoen haben wir nähere Nachricht durch Fol, Bütschli, Hatschek u. A., welche verfolgen konnten, dass einzelne Zellen, welche zwischen Ektoblast und Entoblast liegen, zu Fasern auswachsen und sich mehr oder minder vollständig in Muskelsubstanz umwandeln. Fol vermuthet zwar, dass die myogenen Zellen direct vom Ektoblast abstammen, doch thut er dies, da er keine Beobachtungen dafür giebt, wohl vorwiegend auf Grund der damals weit verbreiteten, in der Neuzeit als irrig erkannten Allgemeinvorstellung, dass das äussere Keimblatt die Matrix der Muskulatur sei. Alle neueren Untersuchungen weisen dagegen auf das Bestimmteste darauf hin, dass die Muskeln den schon frühzeitig bei Mollusken angelegten Mesenchymkeimen angehören. Für uns ist übrigens diese Frage von untergeordneter Bedeutung, da keinenfalls der für uns wichtigste Punkt in Zweifel gezogen werden kann, dass die Zellen, mögen sie stammen, woher sie wollen, als amöboide indifferente Zellen zwischen den beiden primären Keimblättern liegen und von anderweitigen Elementen nicht zu unterscheiden sind, bevor sie zu Muskelfasern werden. Das gleiche Resultat ist von Bütschli (39), Kennel (45) und Hallez (30) bei den Plattwürmern gewonnen worden.

Während der Entwicklung ist es nicht möglich, eine Grenze

zu ziehen, wann eine Bindesubstanzzelle anfängt eine Muskelzelle zu sein. Dies setzt sich aber vielfach auch auf die Zustände der erwachsenen Thiere fort, namentlich in den Fällen, wo das mesenchymatöse Gewebe überhaupt auf einer niederen Stufe der Ausbildung verharrt. So ist es bekanntlich auf dem Gebiet der Gewebelehre vieler Wirbelthierorgane ein in's Endlose sich fortspinnender Streit, ob gewisse Elemente muskulös sind oder dem Bindegewebe angehören. His (165) und viele Andere haben daher eine scharfe Grenze zwischen Bindesubstanz- und Muskelzelle in Abrede gestellt, und Flemming (158) hat diesen Gedanken in der Neuzeit näher erläutert, indem er die Elemente der Harnblase der Salamandrinen einer genauen Untersuchung unterwarf und den ganz allmählichen Uebergang von ächten Muskelzellen zu ächten Bindesubstanzzellen durch Abbildung zahlreicher Zwischenformen demonstrirte.

Aus ihren genetischen Beziehungen zur vielgestaltigen Bindesubstanzzelle erklärt sich die Formenmannigfaltigkeit, in welcher die mesenchymatösen Muskelfasern auftreten. Ihre häufigste Gestalt ist eine mehr oder minder in die Länge gezogene Spindel, wie sie uns die contractile Faserzelle oder die glatte Muskelfaser der Wirbelthiere zeigt; desgleichen gehören hierher als vortreffliche Beispiele die Muskeln der Cephalopoden und der meisten Mollusken. Seltener hat sich der verästelte Charakter der meisten Bindesubstanzzellen auf die Muskelfaser vererbt oder, richtiger gesagt, bei ihr erhalten. Im Allgemeinen finden sich verästelte Formen bei niedriger organisirten Thieren, was jedoch nicht ausschliesst, dass sie auch bei hoch organisirten Crustaceen (an den Leberschläuchen der Malakostraken (Taf. III Fig. 9) vorkommen. Am schönsten sind sie bei den Larven nicht allein der Mollusken (Taf. III Fig 3), sondern auch vieler Würmer (Taf. I Fig. 6); bei den Mollusken werden sie vielfach in die bleibenden Organismen mit hinübergenommen, wie denn namentlich die Pteropoden mit ganz wundervoll verästelten Muskeln ausgestattet sind. Letztere sind ausserdem noch häufig bei Planarien, Rotatorien und Bryozoen.

In der Art der Verästelung kommen Verschiedenheiten insofern vor, als entweder die Faser überall und nach allen Richtungen hin oder nur an den Enden in Ausläufer ausstrahlt. Im letzteren Falle herrscht häufig eine grosse Regelmässigkeit, indem die Faser sich an beiden Enden dichotomisch gabelt und so sich schliesslich in zahlreiche, feinste Endzweige auflöst.

Weitere histologische Unterschiede werden durch das Verhalten der contractilen Substanz herbeigeführt, besonders durch ihre Anordnung und Structur. Zuweilen, wie bei den Planarien, werden wir an das Verhältniss der epithelialen Muskeln erinnert, indem die contractile Substanz nur einseitig ausgeschieden wird, so dass das Muskelkörperchen der Faser äusserlich aufsitzt, wie angeklebt; allein das ist selten im Verhältniss zu den zahllosen Fällen, wo die Zelle sich allseitig mit einem Mantel von contractiler Substanz umgiebt. Bleibt von der Bildungszelle viel erhalten, so durchsetzt ihr Protoplasma als Axen- oder Marksubstanz die ganze Faser; wird sie zum grössten Theil aufgebraucht, so bleibt nur der Kern mit wenig Protoplasma übrig und nimmt die breiteste Stelle der Faser ein.

Unser Begriff der mesenchymatösen Muskelfaser fällt gemeiniglich mit dem Begriff der glatten Muskelfaser der Histologen zusammen, ohne sich jedoch vollkommen mit ihm zu decken. Denn wenn auch der Regel nach die mesenchymatösen Muskeln aus homogener contractiler Substanz bestehen, so giebt es doch Ausnahmen, wenn auch spärliche. Quergestreifte, verästelte Faserzellen umhüllen nach Weber (130) die Lebergänge vieler Crustaceen (Taf. III Fig. 9); quergestreifte, spindelige und anderweitig geformte Zellen bilden das Herz vieler Thiere; und unter den Körpermuskeln finden sich quergestreifte bei Rotatorien (Leydig, Möbius) und Bryozoen (Nitsche). Der Umstand, dass gelegentlich die contractilen Faserzellen wie die Primitivbündel der Arthropoden und Wirbelthiere quergestreift sein können, hat wesentlich dazu beigetragen, eine scharfe histologische Unterscheidung der beiden Typen des Muskelgewebes zu verhindern. Die Histologen kamen immer wieder von Neuem auf die Ansicht zurück, dass die quergestreiften Faserzellen, welche z. B. auch das Herz der Wirbelthiere bilden, vollkommene Uebergänge zwischen den glatten Faserzellen und den quergestreiften Fibrillenbündeln seien. Man verfiel hier in denselben Fehler, welcher auch sonst so häufig bei der Betrachtung der thierischen Organisation gemacht wird, dass man nicht zwischen dem morphologischen Charakter und dem Grad der physiologischen Vervollkommnung unterschied. Wir nehmen daher Veranlassung, die unterscheidenden, histologischen Merkmale zwischen epithelialen und mesenchymatösen Muskeln hier besonders zu betonen, und möchten dabei namentlich auf zwei Merkmale aufmerksam machen, die zwar nicht immer gleich deutlich aus-

geprägt sind, bei deren Berücksichtigung man aber im Wesentlichen mit seinem Urtheil richtig geleitet werden möchte.

Bei den mesenchymatösen Muskelfasern bleibt mehr oder minder der Charakter der Einzelzelle bewahrt, weshalb denn auch der Ausdruck „contractile Faserzellen“ für sie gut gewählt ist. Gewöhnlich besitzen sie nur einen oder zwei Kerne, welche entweder äusserlich der contractilen Substanz angefügt oder in ihr Inneres eingebettet sind. Ab und zu erfährt die Anzahl der Kerne eine Vermehrung in derselben Weise wie es bei den Ctenophoren stets der Fall ist, so dass durch die langgezogene Muskelfaser sich ein vielkerniger protoplasmatischer Axenstrang hinzieht. Wahrscheinlich kommen solche Fälle auch bei den Bilaterien, obschon, soweit wir die Literatur kennen, im Allgemeinen nur selten vor. Dagegen ist es bei dem epithelialen Muskelgewebe die Regel, dass die einzelnen Zellen für sich keine Rolle spielen, sondern sich mit den benachbarten dicht anschliessenden Zellen zu gemeinsamer Thätigkeit vereinen, wie dies bei den Muskellamellen, Muskelblättern und Fibrillenbündeln beobachtet wird. Freilich müssen wir hinzusetzen, dass die Regel Ausnahmen erfahren kann; so sind z. B. bei den Nematoden die Muskelfibrillen nach Zellterritorien von Anfang an getrennt, und auch die Fibrillenbündel der Wirbelthiere, obwohl später vielkernig, entwickeln sich aus einer einzigen Zelle. Als Ausgangspunkt der Muskelbildung würde sich auch hier wie bei den Ctenophoren nur eine einfache Zelle ergeben, welche beim Wachsthum zu einer vielkernigen Zelle geworden ist.

Zweitens lassen sich die mesenchymatösen Muskelfasern nicht in Fibrillen auflösen, welche der eigentliche Elementartheil der epithelialen Muskeln sind. Man muss sich hüten eine feine Längsstreifung der Muskelsubstanz ohne Weiteres als den Ausdruck einer fibrillären Structur anzusehen; hierzu ist man nur berechtigt, wenn es leicht gelingt, die Fibrillen zu isoliren oder entwicklungsgeschichtlich zu beweisen, dass die Muskelfaser durch Aneinanderfügung einzelner Fibrillen entstanden ist. Einen derartigen doppelten Nachweis kann man für die fibrillären Muskeln der Arthropoden und Wirbelthiere führen, nicht aber für die Muskeln der Pseudocoelier, nicht einmal für die feinstreifigen und durch ansehnliche Stärke ausgezeichneten Muskelfasern der Ctenophoren, welche ganz sicher nicht fibrillär sind. Vielleicht wird jedoch auch hier die Allgemeingiltigkeit der Regel durch vereinzelte Ausnahmen eingeschränkt. In seltenen Fällen, wie bei dem Schliess-

muskel vieler Muscheln scheint in der That ein Zerfall der contractilen Substanz in Fibrillen zu erfolgen, was wir dann mit Schwalbe (172) als eine secundäre Erscheinung, als eine Weiterbildung der contractilen Substanz betrachten möchten, im Gegensatz zu den Fibrillenbündeln, deren fibrilläre Structur in ihrer Entwicklungsweise tief begründet ist.

In der Anordnung der mesenchymatösen Muskeln herrscht gewöhnlich eine grosse Regellosigkeit, namentlich sind bei allen niederen Thieren und Larvenformen die Fasern in den verschiedensten Richtungen durch einander gekreuzt, und wenn sie in grossen Mengen im Parenchym auftreten, unter einander verfilzt. Dieses Sichkreuzen und Durcheinanderflechten der Muskelfasern fällt sofort als ein gemeinsamer, sehr hervorstechender Charakterzug in die Augen, wenn man Querschnitte durch den Körper von Plattwürmern (Taf. I Fig. 1) und Mollusken (Taf. III Fig. 10) oder durch die Eingeweide (das Herz, die Darmwandung, die Muskelmasse des Uterus) von Wirbelthieren durchmustert. Auch ist es leicht verständlich, dass die mesenchymatösen Muskeln ihrer ganzen Entwicklungsweise zu Folge zu einer derartigen wirren Lagerung hinneigen, da ihre Bildungszellen von Anfang regellos zerstreut und nirgends wie die Epithelzellen durch Vereinigung zu Schichten in bestimmter Weise geordnet sind. Natürlich handelt es sich hier um Erscheinungen, welche durch die Eigenthümlichkeiten des Gewebes nur im Allgemeinen begünstigt werden und nicht nothwendig auftreten müssen. Daher sehen wir denn namentlich bei den höher organisirten Pseudocoeliern sich aus dem contractilen Parenchym Muskeln mit parallelfaseriger Anordnung der Elemente heraus differenziren.

Versuche, die verschiedenen Formen des Muskelgewebes innerhalb des gesammten Thierreichs auf eine oder einige wenige Grundformen zurückzuführen, sind schon mehrfach gemacht worden, ohne dass dabei eine Uebereinstimmung erlangt worden wäre. Für uns hat nur einer derselben, welcher von Weismann herrührt, grösseres Interesse, weil er Resultate ergeben hat, welche in vielen Punkten mit den hier dargestellten übereinstimmen. Wie wir so hat auch Weismann (173) zwei Typen des Muskelgewebes aufgestellt, den Typus der contractilen Zelle und den Typus des Primitivbündels. „Nach dem einen setzen sich die Muskeln aus Zellen zusammen, nach dem anderen bestehen sie aus besonderen Organen, den Primitivbündeln.“ „Die Muskelzelle hat in ihrem Kern ein einziges Centrum, während ein Primitivbündel,

mag es entstanden sein, auf welche Weise es wolle, stets eine Vielheit von Kernen enthält.“ Zwar können auch in der Muskelzelle ab und zu mehr (2—3) Kerne auftreten, doch „liegen solche mehrfache Kerne in der Zelle dicht beisammen, während sie im Primitivbündel weit umher gestreut sind.“ Einen zweiten Unterschied erblickt Weismann in der Anordnungsweise. „Die Primitivbündel haben ihre Ansatzpunkte mit den Ansatzpunkten ihres Muskels gemein, ein jedes von ihnen geht von Sehne zu Sehne; die Mukelzellen sind kürzer als der Muskel und die Muskellage, welche aus ihnen sich zusammensetzt; sie fügen sich in der bekannten Weise dachziegelförmig zusammen, und es müssen stets mehrere sich aneinanderreihen, um von einem Ende des Muskels zum anderen zu reichen. Auch können hier Muskellagen sich wechselseitig durchkreuzen, während Primitivbündel stets mehr oder weniger parallel neben einander liegen.“

Das sind wohl, möglichst mit des Verfasers eigenen Worten dargestellt, die wichtigsten Merkmale, da in der Genese Weismann keine durchgreifenden Verschiedenheiten hat nachweisen können. Ueber die Vertheilung der beiden Formen des Muskelgewebes auf die Hauptabtheilungen des Thierreichs werden folgende Mittheilungen gemacht. „Die Muskulatur der Coelenteraten, Echinodermen, Würmer und Mollusken besteht ganz allgemein aus einfachen Zellen, während bei Arthropoden und Wirbelthieren besondere complicirte Gebilde, die Primitivbündel, die Muskeln zusammensetzen, Gebilde, welche in ihrer definitiven Structur unter einander zwar sehr ähnlich, in ihrer Genese aber, und also in ihrem histologischen Werth, sehr verschieden sind. Bei den Wirbelthieren findet sich zugleich auch die nach dem Zellentypus gebaute Muskulatur vertreten, den Arthropoden mangelt sie gänzlich. Allein also die Wirbelthiere und zwar alle Classen derselben besitzen Muskeln nach beiden Gewebstypen, den Arthropoden mangelt gänzlich der Zellentypus, den übrigen Classen ebenso vollkommen der Typus des Primitivbündels.“

Bei einer Beurtheilung der Weismann'schen Anschauungen müssen wir berücksichtigen, dass sie vor einem Zeitraum von beinahe 20 Jahren niedergeschrieben worden sind, also zu einer Zeit, wo die Kenntnisse von der Muskulatur der Wirbellosen ausserordentlich viel unvollständiger waren als jetzt, wo sogar bei den Wirbelthieren die Frage nach dem Verhältniss von Muskelkörperchen und Muskelsubstanz kürzlich erst auf's Neue zu einem Gegenstand lebhaftester Controverse geworden war. Damals wurde

die Praeexistenz der Fibrillen im Fibrillenbündel angezweifelt, man kannte noch nicht die Beziehungen der Muskelfibrillen zu den Epithelzellen bei Coelenteraten und vielen Würmern; auch war es unbekannt, dass Muskelfibrillen sich secundär zu Primitivbündeln vereinigen können, wie dies bei vielen Coelenteraten mit Sicherheit erweislich ist. Daraus erklärt sich zum Theil, dass die Unterscheidung zweier Muskeltypen, so berechtigt sie auch an und für sich ist, bei Weismann eine Form angenommen hat, in welcher sie zweifellos unhaltbar ist. Die verschiedene Kernzahl ist durchaus kein unterscheidendes Merkmal, da z. B. die contractilen Zellen der Ctenophoren eine sehr grosse Zahl von Kernen enthalten können; und auch die betonten Unterschiede in der Anordnung sind zwar objectiv berechtigt, sie würden aber nicht zutreffend sein, wenn wir uns auf den Standpunkt Weismann's stellen. Denn die Muskelfasern der Medusen, Actinien und Anneliden verlaufen einander genau parallel, sind bei letzteren ganz ansehnlich lang und können sich denen der Arthropoden vollkommen ebenbürtig an die Seite setzen; sie erstrecken sich durch mehrere Segmente hindurch, während doch schon die Länge von Septum zu Septum gemessen ausreichen würde, um ihre Anordnung der Anordnung der Primitivbündel vergleichbar zu machen. Auf der anderen Seite ist als ein sehr wichtiger, auch heute noch vollkommen giltiger Gesichtspunkt aus der Arbeit hervorzuheben, dass Weismann von der Beschaffenheit der contractilen Substanz ganz absieht und es besonders betont, dass sowohl Muskelzelle als auch Primitivbündel quergestreift sein können.

Die von Weismann befürwortete Eintheilung der Muskulatur hat keinen durchgreifenden Erfolg errungen; ein Theil der Histologen war der Ansicht, dass überhaupt alle contractilen Elemente nach demselben Princip gebaut seien, wobei die Einzelnen bald das Fibrillenbündel nur als eine vergrösserte contractile Zelle ansahen, bald umgekehrt in der contractilen Zelle die Elemente des Primitivbündels, die Fibrillen, nachzuweisen suchten. Andere wieder, und zwar die Mehrzahl der Forscher, gaben zwar die Unterschiede zu, behaupteten aber, dass die beiden Formen des Muskelgewebes durch vielerlei Uebergangsformen unter einander verbunden seien. Diesen Gesichtspunkt hat Schwalbe (172) durch zahlreiche Beobachtungen über die Muskulatur der Wirbellosen und Ratzel (106) speciell durch Untersuchung der Würmer zu stützen versucht. Beide begründen ihre Ansicht ausserdem noch durch den Hinweis, dass nach den Lehren des Darwinismus Thierform aus

Thierform hervorgegangen sei und dass man daher auch keinen scharfen Gegensatz in den Gewebsformen annehmen könne. Hierbei liessen sie freilich ausser Acht, dass functionell verwandte Gewebsformen sich nicht nothwendig aus einander entwickeln müssen, sondern dass sie auch in divergenten Thierreihen selbständig entstehen können.

5. Das Nervensystem.

Wie an allen Organsystemen, die wir bisher betrachtet haben, so ist auch am Nervensystem der Pseudocoelier und der Enterocoelier ein Gegensatz nachweisbar, der sich sowohl in der Beschaffenheit der Centralorgane als auch in der Vertheilung der peripheren Nerven äussert.

Bei den Enterocoeliern sind die Centralorgane epitheliale Bildungen, indem sie sich aus dem Ektoderm entwickeln. Am schönsten zeigt sich dies in den niederen Abtheilungen, in welchen die einzelnen Ganglienknoten die ursprüngliche Lage in ihrem Mutterboden beibehalten, wie bei den Chaetognathen und vielen niederen Anneliden. Aber auch dann, wenn das Centralorgan auf einer höheren Stufe der morphologischen Entwicklung anlangt, sich vom Mutterboden ablöst und in das Mesoderm eingebettet wird, giebt sich sein ektodermaler Ursprung immer noch leicht zu erkennen. Es bildet eine compacte, gegen andere Gewebstheile abgegrenzte Masse, selbst noch in den Fällen, wo secundär Blutgefässe, von Bindesubstanz begleitet, in sein Inneres hineinwachsen, wie beim Gehirn und Rückenmark der höheren Wirbelthiere.

Bei den Pseudocoeliern scheinen die Centralorgane keinen einheitlichen Ursprung zu haben, sondern sich theils aus epithelialen, theils aus mesenchymatösen Zellen hervorzubilden. Wenigstens möchten wir dies für die Turbellarien, Plathelminthen und Mollusken behaupten, gestützt auf entwicklungsgeschichtliche und vergleichend anatomische Befunde. Wie uns die Entwicklungsgeschichte lehrt, treten mit Ausnahme der Scheitelplatte nirgends Verdickungen im Ektoblast auf, vielmehr machen sich die Anlagen der einzelnen Ganglienknoten durch Anhäufung von Zellen im Mesenchym bemerkbar. Die Scheitelplatte allein ist bei den Mollusken als ektodermaler Bestandtheil am Aufbau des oberen Schlundganglions betheiligt. Ferner macht uns die vergleichende Anatomie mit sehr ursprünglichen Formen des Nervensystems, die im Mesenchym gelegen sind, bei Turbellarien und Trematoden bekannt.

Hier zeigen die Centralorgane noch einen so diffusen Charakter, sind so wenig von ihrer Umgebung abgegrenzt und von Bestandtheilen des Mesenchyms, von Bindegewebe und einzelnen Muskelfasern, nach verschiedenen Richtungen so vollständig durchwachsen, dass man mit grosser Wahrscheinlichkeit eine ektodermale Herkunft in Abrede stellen kann.

Wenn wir endlich auch von einem Gegensatz im peripheren Nervensystem gesprochen haben, so können wir dies nur in einer hypothetischen Form thun. Ist doch bei wirbellosen Thieren von der Vertheilung sensibler und motorischer Nerven so gut wie gar nichts bekannt! Bei den Enterocoeliern nun möchten wir vermuthen, dass eine von der Keimblätterbildung abhängige Sonderung des peripheren Nervensystems in einen sensiblen und einen motorischen Abschnitt besteht, und dass der eine sich im Anschluss an die Sinnesorgane aus dem Ektoblast, der andere sich im Anschluss an die animale Muskulatur aus dem parietalen Mesoblast entwickelt hat. Diese Hypothese gründet sich auf Befunde bei den Chaetognathen und bei den Wirbelthieren, sowie auf die Allgemeinvorstellung, welche wir über die Genese des Neuromuskelsystems schon in früheren Schriften vorgetragen haben. Bei den Chaetognathen konnten wir ektodermale sensible und mesodermale im Kopf gelegene motorische Ganglienknoten, einen ektodermalen sensiblen Nervenplexus und mesodermale motorische Nerven nachweisen. Bei den Wirbelthieren entspringen sensible und motorische Wurzeln getrennt aus dem Rückenmark, woraus wir für jene auf einen ektoblastischen, für diese auf einen mesoblastischen Ursprung schliessen möchten. Für die sensiblen Ganglienknoten ist nun auch ihre Herkunft aus dem Ektoblast sicher gestellt, sowie auch mehrere Embryologen einzelne sensible Nerven (Nervus lateralis vagi) als Verdickung im Ektoblast entstehen lassen; über die Genese der motorischen Nerven dagegen fehlen noch sichere Beobachtungen, welche für unsere Ansicht verwerthbar wären. Sollte unsere Hypothese sich durch weitere Untersuchungen bestätigen, so würde dadurch eine morphologische Erklärung für den Bell'schen Lehrsatz gegeben sein.

Bei den Pseudocoeliern ist eine derartige vollkommen gesetzmässige Sonderung in sensible und motorische Nerven nach der Entwicklung des gesammten Systems und nach der Anlage ihrer Keimblätter nicht zu erwarten.

III. Zur Systematik der Bilaterien.

Seitdem durch Fritz Müller und E. Haeckel die Auffassung, dass die Ontogenese eines Thieres in kurzen Zügen die Phylogenese seiner Vorfahren recapitulire, zu einer — man kann jetzt wohl sagen — allgemeingiltigen erhoben worden ist, seitdem man ferner auf Grund der Descendenztheorie sich daran gewöhnt hat, das System als den kurzen Ausdruck der phylogenetischen Verwandtschaft der Thiere zu betrachten, ist in der Morphologie das Bestreben in den Vordergrund getreten, das System des Thierreichs vorwiegend auf entwicklungsgeschichtlicher Basis zu begründen. Zwar wurde hiermit kein neuer Gesichtspunkt in die Zoologie hineingetragen, da schon früher v. Baer die auf vergleichend anatomischem Wege ausgebildete Typenlehre vergleichend entwicklungsgeschichtlich weiter begründet hatte. Auch waren im Einzelnen, z. B. bei der Trennung von Amphibien und Reptilien, bei der Einverleibung der Cirrhipedien in den Stamm der Crustaceen, vergleichend entwicklungsgeschichtliche Ergebnisse maassgebend gewesen. Indessen zu keiner Zeit ist der embryologische Gesichtspunkt so sehr in den Vordergrund gestellt und mit solcher Ausschliesslichkeit zur Geltung gebracht worden, wie in den zwei letzten Jahrzehnten; zu keiner Zeit hat die Idee „einer embryologischen Classification des Thierreichs“ so sehr die zoologische Literatur beherrscht wie jetzt.

Von verschiedenen Seiten ist es schon mit Recht hervorgehoben worden, dass es sich bei der embryologischen Classification des Thierreichs um eine grosse Einseitigkeit handelt, und wie jede Einseitigkeit, so hat auch die vorliegende eine lebhafte Reaction hervorgerufen, welche freilich nicht immer das Maass einer berechtigten Kritik einzuhalten vermochte und im Bestreben, die Irrthümer der entgegenstehenden Richtung aufzudecken, auch die richtigen Gesichtspunkte derselben befehdete. So wurde denn in Abrede gestellt, dass überhaupt den entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen jene durch das gesammte Thierreich zu verfolgende Gesetzmässigkeit zukomme, ohne welche eine systematische Verwerthung unmöglich sei. Die Lagerung der Zellmassen im Keim werde allein bestimmt durch die Lagerung der fertigen Organe, zu deren Bildung sie verwerthet werden sollen; es sei daher wohl möglich, dass selbst in verwandten Abtheilungen die Keimblätter

eine verschiedene Bedeutung haben möchten, dass z. B. der sonst aus dem Entoblast stammende Darm unter Umständen einmal von dem Ektoblast geliefert werden möchte.

Indem man so der Entwicklungsgeschichte eine untergeordnete Bedeutung für das Verständniss der Formen anwies, legte man allen Nachdruck auf die vergleichende Anatomie. Der embryologischen Classification wurde die vergleichend anatomische gegenüber gestellt und mit gleicher Bestimmtheit und gleicher Einseitigkeit als die allein berechtigte vertheidigt.

Es bedarf nur weniger Worte um zu zeigen, wie unzeitgemäss der Streit ist, dessen Verlauf wir hier kurz skizzirt haben. Denn der ganze Entwicklungsgang der modernen Morphologie drängt darauf hin, die thierische Organisation nach allen Richtungen hin zu durchforschen und von den verschiedensten Gesichtspunkten aus zu betrachten, um so auf mehreren Wegen zu einheitlichen Auffassungen zu gelangen. Schon jetzt können wir sagen, dass die Entwicklungsweise der Organe auf ihren morphologischen Charakter, auf die Art ihres Zusammenhangs, ja sogar in mehr oder minder auffälliger Weise auf die Beschaffenheit ihrer Gewebe einen nachhaltigen Einfluss ausübt. Unsere Aufgabe ist es, die hierin sich ausdrückenden innigen Beziehungen im Einzelnen nachzuweisen und in ihrer Bedeutung zu würdigen. Je mehr wir uns der Lösung dieser Aufgabe nähern, um so mehr werden die Schwierigkeiten schwinden, welche so häufig noch bei einer gleichmässigen Verwerthung ontogenetischer und anatomischer Beobachtungen uns entgegentreten. Wenn die Anatomie und die Entwicklungsgeschichte uns scheinbar zu widersprechenden Resultaten führen, so ist das nur ein Zeichen ungenügender Kenntniss oder unrichtiger Beurtheilung der anatomischen oder entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen.

Eine Auffassung, wie wir sie hier ausgesprochen haben, lässt sich allerdings nicht im Einzelnen beweisen, sondern nur allmählich mehr und mehr befestigen durch Vergrösserung des Beobachtungsmaterials, für welches sie Geltung besitzt. Dazu glauben wir durch die vorliegende Schrift einen weiteren Beitrag geliefert zu haben; denn als ihr Endergebniss können wir den Nachweis ansehen, dass die Betrachtung eines der wichtigsten ontogenetischen Vorgänge im Thierreich, der Mesodermbildung, zu denselben morphologischen und systematischen Resultaten führt, wie die Betrachtung der Gesammtorganisation, des Baues der Organe und ihrer Gewebe, und dass diese Uebereinstimmung ferner begründet

ist auf dem nothwendigen Zusammenhang, der zwischen Entwicklung und Organisation besteht. Wie wir jetzt noch in Kurzem erläutern wollen, führt die Berücksichtigung der verschiedenen Arten der Mesodermbildung zu einer durchaus naturgemässen systematischen Anordnung der Thierformen, welche auch in der Anatomie eine feste Stütze findet.

Nach Maassgabe der Art, in welcher sich die mittlere Körperschicht anlegt, zerfallen die Bilaterien in zwei grosse Hauptabtheilungen, die Pseudocoelier und die Enterocoelier. Zu den ersteren gehört der Stamm der Mollusken und ein Theil der Würmer, bestehend aus den Bryozoen, Rotatorien und Plattwürmern; zu den letzteren rechnen wir die übrigen Würmer, nämlich die Nematoden, Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden (inclusive der rückgebildeten Formen der Gephyreen), die Enteropneusten und wahrscheinlich auch die Tunicaten, ausserdem noch die Stämme der Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. Die Veränderungen, welche hierdurch im System bedingt werden würden, sind nur in zwei Punkten von grösserer Bedeutung. 1. Der Stamm der Würmer würde in zwei Stämme aufgelöst werden, die Scoleciden und die Coelhelminthen. 2. Die Stämme der Bilaterien würden nicht ohne Weiteres aneinander gereiht, sondern zu zwei grossen Gruppen vereinigt werden.

Beides sind Veränderungen, die sich durch die Untersuchung der Neuzeit im Allgemeinen als nothwendig herausgestellt haben. Denn es giebt wohl wenig Zoologen, welche nicht in dem Stamme der Würmer eine Art systematische Rumpelkammer erblicken möchten, in welcher Alles, was nicht in anderen Stämmen naturgemäss untergebracht werden konnte, seinen Platz fand; und ebensowenig wird bezweifelt werden, dass die Verwandtschaft zwischen den einzelnen Stämmen eine verschiedenartige ist. Es kann daher nur fraglich sein, ob die Art, in welcher wir die Umgruppirung vorgenommen haben, das Rechte getroffen hat; um dies zu entscheiden, wollen wir hier noch die wichtigsten Instanzen, welche dafür und dagegen sprechen, gegen einander abwägen.

Die anatomische Verwandtschaft, welche zwischen den Gliedern einer jeden der beiden Gruppen obwaltet, haben wir schon besprochen und dabei gezeigt, wie sie im Wesentlichen eine Folge der besonderen Form der Mesodermentwicklung ist. Wir haben daher nur nöthig die wichtigsten Punkte in übersichtlicher Weise zusammenzustellen, zunächst für die Enterocoelier.

1. Alle Enterocoelier besitzen eine von Epithel ausgekleidete

Leibeshöhle, welche früher als das Blutgefässsystem und unabhängig von demselben entsteht als ein von Anfang an paariger, später meist einheitlicher Hohlraum, durch welchen der Darm gewöhnlich an einem Mesenterium suspendirt verläuft.

2. Das Blutlymphgefässsystem ist ein System von Spalten und Röhren, welche sich in dem Mesenchym des Körpers ausbilden, ursprünglich gegen die Leibeshöhle geschlossen sind und erst secundär mit derselben bei Arthropoden und vielen Gephyreen in Verbindung treten.

3. Die Geschlechtsorgane stammen vom Epithel der Leibeshöhle ab; sie behalten diese Lagerung unverändert bei (Anneliden und Gephyreen, Brachiopoden, Chaetognathen) oder gerathen in das unterliegende Gewebe, von wo sie bei der Reife in die Leibeshöhle entleert werden (die meisten Wirbelthiere), oder sie verbinden sich mit anderweitig entstandenen Ausführgängen und erzeugen mit denselben röhrige Drüsen. Als Ausführgänge dienen in den meisten Fällen die Excretionsorgane, welche ebenfalls Differenzirungen des Coelomepithels sind. Die Excretionsorgane sind ursprünglich segmental angeordnet und communiciren durch die Wimpertrichter mit der Leibeshöhle.

4. Die Körpermuskeln sind von Primitivfibrillen gebildet, welche in verschiedenster Weise unter einander zu weiteren Einheiten, zu Muskellamellen, Muskelblättern, Muskelprimitivbündeln, vereinigt sind und genetisch wahrscheinlich vom Epithel der Leibeshöhle abstammen. Sie zeichnen sich beim fertigen Thier durch die Regelmässigkeit ihrer Anordnung aus, indem die Fasern einer Lage genau parallel verlaufen und nicht durch Fasern einer zweiten Lage gekreuzt werden. Dazu können sich noch contractile Faserzellen hinzugesellen, welche dann aber nur den vegetativen Organen angehören und mehr oder minder von dem Willen unabhängig sind.

5. Das Nervensystem liegt entweder dauernd im Ektoderm oder verlässt das äussere Keimblatt sehr spät, nachdem es in seinen wichtigsten Theilen fertig gestellt worden ist, so dass mit Leichtigkeit sein ektoblastischer Ursprung erkannt werden kann.

Demgegenüber stehen folgende Charaktere der Pseudocoelier.

1. Die Leibeshöhle fehlt ganz oder wird durch ein Lückensystem vertreten oder sie ist ein durch Confluenz zahlreicher Spalten entstandener weiter Raum. Sie hängt ursprünglich mit dem Blutgefässsystem zusammen, welches mit ihr eine gemeinsame

Anlage hat und nur selten sich gegen sie vollkommen abschliesst (Cephalopoden).

2. Die Geschlechtsorgane sind entweder umgewandelte Zellen des Körpermesenchyms oder stammen vom Ektoblast ab. (?) Sie besitzen stets ihre besonderen Ausführgänge, ohne sich mit den Excretionsorganen zu verbinden. Letztere sind gewöhnlich dendritisch verästelt, wobei ihre feinsten Ausläufer mit den Mesenchymspalten oder den Gefässsinus durch flimmernde Stomata communiciren. Ihre Entwicklungsweise ist gleichfalls strittig.

3. Die gesammte Muskulatur des Körpers besteht aus contractilen Faserzellen, wie sie bei den Enterocoeliern nur als organische Muskelzellen vorkommen; häufig verlaufen sie ganz wirr durcheinander, und auch da, wo sie sich zu bestimmten Lagen oder zu Muskelgruppen anordnen, sind diese fast stets durch einzelne Faserzellen durchkreuzt.

4. Das Nervensystem liegt selbst bei den niedrig stehenden Formen im Mesoderm, aus welchem es zum grossen Theil direct seinen Ursprung herzuleiten scheint.

Den genannten und schon früher ausführlich erörterten Punkten können wir noch zwei weitere anfügen, in welchen Enterocoelier und Pseudocoelier sich verschieden verhalten.

Alle Pseudocoelier sind ungegliedert; denn die Versuche, die Nemertinen als gegliederte Thiere darzustellen, halten einer Kritik nicht Stand, da das für die Erkenntniss der Segmentirung wichtigste Organsystem, das Nervenmuskelsystem, gleichförmig durch den ganzen Körper verläuft, und da auch keine Gründe vorliegen, eine Umwandlung durch Rückbildung hier anzunehmen. Wie wesentlich aber die Strobilation der Bandwürmer von der Segmentirung verschieden ist, hat schon Semper (171) in überzeugender Weise dargethan.

Ganz anders die Enterocoelier, bei welchen die Tendenz zur Gliederung so gross ist, dass fast alle Thiere diese höhere Stufe morphologischer Entwicklung erreichen! Thiere, welche zweifellos ungegliedert sind, scheinen nur die Nematoden und die Enteropneusten zu sein. Chaetognathen und Brachiopoden dagegen bestehen aus 3 Segmenten, die Gephyreen sind — das geht wohl aus allen neueren Untersuchungen Greeff's (101), Spengel's (108), Salensky's (107), Hatschek's (103) mit Sicherheit hervor — rückgebildete Anneliden. Auch die Annahme, dass die Tunicaten ursprünglich gegliedert waren, findet eine Stütze in dem Nachweis, dass das Rückenmark

der Appendicularien von Stelle zu Stelle im Schwanz zu Ganglienknötchen anschwillt (Langerhans (110), Fol. (109)). Dazu kommen dann weiter die typischen Repräsentanten der gegliederten Thiere, die Anneliden, Arthropoden und Vertebraten.

Der zweite Punkt, den wir noch nachträglich hervorheben möchten, ist das Verhalten des Gastrulamundes. Es scheint nämlich, — bestimmter sich hierüber auszudrücken, erlaubt die mangelhafte Kenntniss der Entwicklungsgeschichte nicht — als ob der Urmund bei allen Enterocoeliern verloren ginge, bei allen Pseudocoeliern dagegen fortbestände und zum bleibenden Munde würde. Bei den Plattwürmern ist die Persistenz des Urmundes wahrscheinlich, weil hier häufig überhaupt nur eine Darmöffnung vorhanden ist, während der After noch fehlt; auch entwickelt sich bei den mit einem After versehenen Nemertinen der Endabschnitt des Darmkanals sehr spät. Die Mollusken haben zwar Anlass zu lebhaften Controversen gegeben, doch scheint uns aus denselben mit jeder neuen Arbeit siegreicher die Ansicht Fol's (53—57), Rabl's (69), Hatschek's (59) hervorzugehen, dass der Urmund zum bleibenden Mund und nicht, wie Lankester (64. 65) und Bütschli (51) wollen, zum After wird.

Unter den Enterocoeliern bilden nur die Echinodermen zweifellos eine Ausnahme; allein das sind Thiere, welche überhaupt in der ganzen Gruppe weit abseits stehen.

Unserer Eintheilung wird man nicht den Einwurf machen können, dass sie klar ausgesprochene verwandtschaftliche Beziehungen durchkreuzt. Denn von den üblichen Anschauungen entfernt sie sich nur in zwei Punkten, 1. dass sie die Mollusken von den Brachiopoden und Anneliden völlig trennt und 2. dass sie keine engere Verwandtschaft der Anneliden und Rotatorien zulässt. Beides kann aber mit guten Gründen vertheidigt werden.

Seitdem durch Morse (89) und Kowalevsky (86) der Nachweis geführt worden ist, dass die lange Zeit den Mollusken zugerechneten Brachiopoden viel mehr mit den gegliederten Würmern Aehnlichkeiten gemein haben, hat sich die Ansicht geltend gemacht und ist namentlich von Gegenbaur (159) vertreten worden, dass Brachiopoden und Mollusken rückgebildete Anneliden seien, wobei den Brachiopoden naturgemäss eine vermittelnde Stellung zwischen Anneliden und Mollusken zugewiesen werden müsste.

Folgende 3 Punkte können für diese Anschauung angeführt werden und mögen daher im Folgenden eine genauere Besprechung finden: 1. die Beschaffenheit des Nervensystems, 2. die

Anwesenheit der Segmentalgefässe. 3. Die Larvenformen.

Gegenbaur und v. Jhering — letzterer freilich nur für einen Theil der Mollusken, seine Arthrocochliden — halten das Pedalganglion der Mollusken für das Homologon des Strickleiternervensystems der Anneliden. Dies solle wahrscheinlich gemacht werden durch die Gattungen Chiton, Fissurella etc., bei denen sich das Pedalganglion in zwei Längsnerven fortsetzt, die durch quere Commissuren unter einander verbunden sind. Eine Prüfung der von v. Jhering (60) gegebenen Beschreibungen und Abbildungen des Nervensystems von Chiton und Fissurella lässt nun erkennen, dass die Aehnlichkeit mit dem Nervensystem der Anneliden nicht in dem Maasse überzeugend ist, als der Autor es darstellt. Die beiden Pedalnervenstämme liegen weit aus einander und haben keine gangliösen Anschwellungen, die Commissuren sind unregelmässig, bald dicker, bald dünner, bald rechtwinkelig, bald unter stumpfem Winkel mit den Pedalnerven verbunden; ab und zu verleihen sie kleineren Nervenstämmen den Ursprung. Allerdings ist es möglich, diese Abweichungen und Unregelmässigkeiten auf Kosten der Rückbildung zu setzen, welche der Annahme nach die Organisation der Mollusken erlitten haben müsste, aber es ist dies einmal an sich nicht wahrscheinlich, weil man nach Analogie der vielfach zum Vergleich herangezogenen Gephyreen u. a. Thiere dann auch eine Verschmelzung der Längsstämme erwarten sollte; zweitens wird man eine solche Annahme nicht machen, wenn nicht noch anderweitige Momente zu Gunsten derselben sprechen. Endlich erinnert der ganze Bau des Nervensystems der Chitonen vielmehr an die Verhältnisse bei den Turbellarien, deren ventrale Nervenstämme ebenfalls durch quere Commissuren strickleiterartig unter einander verknüpft sind. Da sie Ganglienzellen enthalten, so wäre es ganz gut denkbar, dass centrale Theile wie die Pedalganglien aus ihnen hervorgehen könnten. Wir kommen daher zum Schluss, dass das Nervensystem der Mollusken sich viel leichter aus einer weiteren Entwicklung des Nervensystems der Turbellarien erklären lässt, als aus einer Rückbildung des Nervensystems der Anneliden, dies um so mehr, als ja das Pedalganglion nicht wie das Bauchmark der Anneliden aus dem äusseren Keimblatt entsteht.

Wer die Mollusken von den gegliederten Würmern ableiten will, der muss sich nach anderen Merkmalen umsehen, welche auf eine verlorene Gliederung hinweisen könnten. Ein solches könnte man allein noch in dem doppelten Vorkommen der excretorischen

Gefässe bei den Gastropoden finden. Bei denselben legen sich im embryonalen Leben ein Paar flimmernder Canäle an, die mit Recht von Allen, welche sie beobachtet haben, mit den Wassergefässen der Rotatorien und ferner auch mit den Kopfnieren der Anneliden-larven homologisirt werden. Sie sind vorübergehender Natur, functioniren im embryonalen Leben und werden dann rückgebildet, während an ihre Stelle die gewöhnlich unpaare, viel weiter nach rückwärts gelegene bleibende Niere tritt. Sind die bleibenden und embryonalen Nieren homodyname Organe? Diese Frage wird von allen Autoren einstimmig verneint, weil beide Organe sehr verschieden gebaut sind; es werden nur die embryonalen Nieren den Wassergefässen der Würmer verglichen, die bleibenden Nieren dagegen für Neubildungen erklärt, welche erst von den Mollusken erworben wurden. Damit verlieren aber die Organe auch das Wenige von Beweiskraft, welches man ihnen bei der Erörterung, ob die Mollusken gegliederte Thiere sind, zusprechen könnte.

So bleibt uns nur noch die systematische Bedeutung der Larvenformen zu erörtern übrig. Hier wollen wir unserer Darstellung gleich einen weiteren Rahmen geben und in den Kreis unserer Betrachtungen auch die übrigen, fast ausschliesslich marinen Larvenformen ziehen, welche bei den Echinodermen, Bryozoen, Turbellarien, Nemertinen u. s. w. auftreten und von Huxley, Gegenbaur (159), Lankester (170), Hatschek (102), Balfour (156) und zahlreichen Anderen auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden. Damit erledigen wir zugleich die Frage nach der Verwandtschaft der Rotatorien und Anneliden, weil die Aehnlichkeit der ersteren mit den Larven der letzteren der einzige Grund ist, beide Gruppen einander im System zu nähern. Da ohnehin in der Neuzeit den Larvenformen eine aussergewöhnliche — vielleicht allzugrosse — Aufmerksamkeit zugewandt worden ist, können wir uns auf wenige Bemerkungen beschränken.

Die in Rede stehenden Larven werden gewöhnlich auf eine gemeinsame Stammform zurückgeführt, auf einen Organismus ähnlich den Rotatorien, ausgestattet mit Darm und einem Wimperreifen, über dessen ursprünglichen Verlauf die Ansichten aus einander gehen, ferner in vielen Fällen wenigstens ausgestattet mit einem verästelten Excretionsorgan und der Scheitelplatte, einer Ektodermverdickung, welche als Anlage des oberen Schlundganglions angesehen wird. Während ein Mesoblast fehlt, ist ein reichliches Mesenchym vorhanden. Die Excretionsorgane werden wir in die Reihe der Bildungen zu stellen haben, welche bei den mesenchy-

matösen Thieren vorkommen, nicht in die Reihe der Segmentalorgane; das ist namentlich bei den wenigen Annelidenlarven, bei welchen ein provisorisches Larvenexcretionsorgan beobachtet wurde, sehr deutlich, da das letztere hier aus verästelten Röhren besteht und auch sonst dem Wassergefässsystem der Plattwürmer und Rotatorien gleicht.

Wie in der Neuzeit Balfour (156) mit Recht hervorgehoben hat, ist die Trochophoralarve im Thierreich so ausserordentlich verbreitet, dass Jeder, welcher ihr eine grosse phylogenetische Bedeutung beimisst, gezwungen ist, ihre ursprüngliche Existenz bei sämmtlichen Bilaterien anzunehmen. Ihr Fehlen bei den Wirbelthieren, Tunicaten und Arthropoden könnte dann nur nach dem Princip der abgekürzten Entwicklung erklärt werden, da sich die Trochophora bei den Wurmabtheilungen findet, von denen jene höheren Formen wahrscheinlich abzuleiten sind. Ebenso würde wohl Niemand sich so leicht dazu entschliessen, den Chaetognathen und Nematoden nur wegen des Mangels der Trochophora eine selbständige Stellung abseits von den übrigen Thieren anzuweisen. Wir würden daher beim Studium der Trochophoraformen zum Resultat gelangen, dass sämmtliche Bilaterien von ihnen abstammen, woraus dann weiter folgen würde, dass die Enterocoelier ursprünglich aus mesenchymatösen Formen entstanden sind und dass das Mesenchym in den Fällen, in welchen es fehlt, eine durch die Genese des Mesoblasts veranlasste Rückbildung erfahren hat.

Wir haben bisher, der allgemeinen Anschauung folgend, angenommen, dass die Trochophora ein palingenetisches Entwicklungsstadium ist; indessen wäre es auch denkbar, dass die Larvenformen erst secundär und in den einzelnen Abtheilungen unabhängig von einander erworben worden sind. Ihre Uebereinstimmung würde dann nur eine Folge convergenter Züchtung sein und auf die überall gleiche pelagische Lebensweise zurückgeführt werden müssen. Eine derartige Auffassung wird uns um so mehr nahe gelegt, als die Aehnlichkeit schliesslich in der Mehrzahl der Fälle keineswegs so überzeugend ist, als von vielen Seiten behauptet wird. Scheitelplatte und Excretionsorgane können fehlen. Die Anwesenheit des Darms und des Mesenchyms ist ein ziemlich indifferentes Merkmal; die Wimperreifen sind sehr verschieden angeordnet und, wenn es auch möglich ist, sie auf einander zurückzuführen, so liegt hierzu doch kein zwingender Grund vor; am besten kann das wohl daraus entnommen werden, dass die meisten For-

scher bei der Zurückführung zu ganz verschiedenen Ausgangsformen gelangen.

Im Uebrigen ist es für die Fragen, welche uns hier beschäftigen, von untergeordneter Bedeutung, ob die Trochophora eine secundär erworbene Larvenform ist oder nicht. Wir können die Entscheidung hierüber der Zukunft überlassen und heben hier nur hervor, dass es dazu nothwendig sein wird, genaue Kenntniss von der Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane zu besitzen. Bei den Enterocoeliern, wo das Coelomepithel allgemein die Eier und Spermatozoen liefert, sind wir zwar zur Genüge orientirt, nicht so bei den Pseudocoeliern. Sollten die letzteren mit den ersteren nahe verwandt sein, so müssten ihre Geschlechtsorgane vom primären Entoblast abstammen, was bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nicht recht wahrscheinlich ist.

Nachdem wir die Einwände, welche gegen die Eintheilung in Pseudocoelier und Enterocoelier gemacht werden könnten, besprochen haben, halten wir es für zweckmässig, zur Erläuterung unserer systematischen Auffassung eine tabellarische Uebersicht der metazoen Thiere zu geben (vergl. p. 134). Zu derselben bemerken wir, dass wir, um möglichst wenig an dem bestehenden System zu ändern, im Wesentlichen die Hauptstämme im alten Umfang beibehalten und nur eine Trennung der Würmer in Scoleciden und Coelhelminthen vorgenommen haben. Zu den letzteren stellen wir die Brachiopoden, weil diese keinenfalls bei den Mollusken verbleiben können; auch haben wir die Anneliden bei ihnen belassen und nicht mit den Arthropoden zum Stamm der Articulaten verbunden, zum Theil weil dies die gebräuchlichere Eintheilungsweise ist, zum Theil aber auch, weil die Gephyreen von den Anneliden nicht getrennt werden können, im Stamm der Articulaten dagegen ein fremdartiges Element ausmachen würden.

Allgemeiner Theil.

In unseren Studien zur Blättertheorie, welche seit einer Reihe von Jahren unser Interesse fast ausschliesslich in Anspruch genommen haben, glauben wir mit der Begründung der Coelomtheorie, unter welchem Namen wir die von uns entwickelten Ansichten über die Genese der Leibeshöhle im Thierreich kurzweg zusammenfassen wollen, zu einem gewissen vorläufigen Abschlusse gelangt zu sein. Wir ergreifen daher jetzt noch die Gelegenheit, den im speciellen Theil niedergelegten Auseinandersetzungen, welche sich auf alle Stämme des Thierreichs erstreckt haben, einige allgemeine Bemerkungen zur Blättertheorie folgen zu lassen und im Zusammenhang die Anschauungen zu entwickeln, zu welchen wir durch die neu angestellten, auf breiterer Grundlage ausgeführten Untersuchungen gelangt sind. Es soll dies noch in 2 Kapiteln geschehen, von welchen das erste über die Frage handelt, was man unter einem mittleren Keimblatt zu verstehen habe, das zweite die Erscheinungen und Processe der thierischen Formbildung zum Gegenstand hat. Am Schluss unserer Abhandlung werden wir dann endlich noch in einem dritten Kapitel eine Geschichte der Coelomtheorie geben und ein vollständiges Bild davon entwerfen, wie allmählich die Ansicht gereift ist, dass die Entwicklungsweise der Leibeshöhle ein Punkt von der grössten Bedeutung für das Verständniss des thierischen Baues ist.

1. Was man unter einem mittleren Keimblatt zu verstehen hat?

Das mittlere Keimblatt bezeichnet schon seit vielen Jahrzehnten den Kampfplatz, auf welchem sich die entgegengesetztesten Meinungen befehdet haben. Noch sind die Embryologen darüber uneinig, ob sich dasselbe überall in einer wesentlich gleichen Weise entwickele, und ob es in den einzelnen Thierstämmen eine vergleichbare Bildung sei.

Wie wir im speciellen Theile glauben gezeigt zu haben, fasst man augenblicklich unter mittlerem Keimblatt die heterogensten Dinge zusammen, — man versteht darunter sowohl die Zellen, welche bei den Echinodermenlarven in die Furchungshöhle aus der epithelialen Grenzschicht der Blastula einwandern und ein Mesenchym erzeugen, als auch die epithelialen Wandungen der Urdarmdivertikel der Brachiopoden und Chaetognathen; man versteht darunter sowohl die grossen Zellen am Urmundrand der Mollusken, Turbellarien und Plattwürmer, als auch die paarigen Keimstreifen der Anneliden, Arthropoden und Wirbelthiere. Man lässt das mittlere Keimblatt sich auf ganz verschiedenen Perioden der Entwicklung anlegen und hier nur einmal, dort in mehreren Absätzen gebildet werden. So lässt man es bei den Echinodermen, Mollusken etc. schon auf dem Blastulastadium auftreten zu einer Zeit, wo der Entoblast noch gar nicht vorhanden ist, in den meisten Fällen aber erst nach der Formation der beiden primären Keimblätter, also nach dem Gastrulastadium. Wenn man daher augenblicklich erklären soll, was ein mittleres Keimblatt ist, so muss man mit der ganz unbestimmten und allgemeinen Definition antworten, dass damit embryonale Zellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter zu liegen kommen, bezeichnet werden. Mit einer solchen Definition wird man sich aber auf die Dauer nicht zufrieden geben können.

Es geht der Blättertheorie, wie es der Zellentheorie ergangen ist; sie muss eine Reihe von Entwicklungsphasen durchlaufen, bis das Gesetzmässige, was durch sie ausgedrückt werden soll, erfasst und der reine Ausdruck dafür gefunden worden ist. In der Geschichte der Zellentheorie gab es eine Zeit, wo man die Höhlen des thierischen Körpers Zellen nannte und den pflanzlichen Zellen verglich, und wo man den Darmkanal und die Gefässe aus Verschmelzung von Zellenreihen entstanden sein liess. Dann kam eine schon vorgeschrittenere Zeit, in welcher man die elementaren Bestandtheile des thierischen Körpers schon richtiger erkannte, dabei aber noch in so verschiedenen Gebilden, wie Keimbläschen, Kernen, Vacuolen, Fetttropfen mit Eiweisshüllen, in Dotter- und Stärkekörnern Zellen glaubte erblicken zu dürfen. Und als auch hier eine Einschränkung gefunden worden war, wie äusserlich blieb selbst dann der Begriff der Zelle, bis durch Max Schultze die Protoplasmatheorie geschaffen wurde.

In ähnlicher Weise hat auch die Blättertheorie schon die folgenschwersten Umwandlungen erfahren. Wurde doch vor noch

nicht langer Zeit bezweifelt, ob die Blätterbildung überhaupt ein allgemeines, der thierischen Organisation zu Grunde liegendes Prinzip sei und ob sie bei den Arthropoden und anderen Abtheilungen vorkomme. Hier musste Schritt für Schritt neues Terrain der Blättertheorie erobert und ein Irrthum nach dem anderen beseitigt werden. Erst dann konnte das schwierigere Problem aufgeworfen werden, ob sich die Blätter bei den Embryonen verschiedener Thiere vergleichen lassen, und ob eine gemeinsame Ursache die Blätterbildung veranlasst habe. Hier hat nun Haeckel's (162, 163) Gastraeatheorie, wie Schultze's Protoplasmatheorie auf dem Gebiete der Zellenlehre, eine grosse tiefgreifende Reform bewirkt, indem sie für alle Thiere eine gemeinsame Grundform, die Gastraea, aufstellte und auf ihre beiden Epithelschichten die 2 primären embryonalen Blätter zurückführte. Wie indessen schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, hat die Gastraeatheorie nur für die beiden primären Keimblätter eine causale Erklärung geliefert, das Problem des Mesoblasts dagegen noch ungelöst gelassen.

Wir sehen uns daher jetzt vor die Aufgabe gestellt, zu untersuchen, ob es nicht möglich ist, dem Begriff „mittleres Keimblatt“ eine schärfere, wissenschaftliche Fassung zu geben und so auf der Bahn weiter fortzuschreiten, welche Haeckel mit so grossem Erfolge betreten hat.

Bei unserer Erörterung gehen wir von dem Begriff der beiden primären Keimblätter aus. Dieselben sind Schichten epithelial angeordneter embryonaler Zellen, welche durch Einfaltung aus der Keimblase entstanden sind; sie bilden die Begrenzungsflächen des Körpers nach Aussen und nach dem Urdarm zu. Sie sind auf die gemeinsame Stammform der Gastraea zu beziehen; sie gehen in ihrer Genese dem mittleren Keimblatt voraus.

Unter dem, was man augenblicklich als Mesoblast bezeichnet, giebt es nun Bildungen, von welchen sich eine der obigen ähnliche Definition geben lässt. Wir meinen die beiden mittleren Keimblätter der Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden, Arthropoden und Wirbelthiere. Dieselben sind gleichfalls Schichten epithelial angeordneter Zellen, welche die Flächenbegrenzung des Körpers nach dem neu entstandenen Coelom zu besorgen; sie sind gleichfalls durch einen Einfaltungsprozess in das Leben gerufen worden; sie sind auf eine gemeinsame Stammform zu beziehen, deren Urdarm sich durch 2 Falten in 3 Räume getheilt hat. Ihre Bildung tritt immer erst nach der Gastrulation ein und deutet

einen weiteren Schritt in der Organisation an. Wie die zweiblättrige Gastrula aus der einblättrigen Blastula, so ist aus der zweiblättrigen Gastrula die vierblättrige Coelomform abzuleiten.

Die Ansicht, dass wir unter den vier Keimblättern Bildungen vor uns haben, welche nach einem gemeinsamen Princip erfolgen, findet eine weitere Stütze auch darin, dass der Mesoblast genau in derselben Weise, wie der Ektoblast und Entoblast, histologische Differenzirungen eingehen kann. Wie wir bei den Chaetognathen und Anneliden, den Arthropoden und Wirbelthieren gesehen haben, liefert die Epithelschicht, welche das Coelom auskleidet, Muskelzellen und Geschlechtsproducte in ganz derselben Weise wie bei den Coelenteraten das Ektoderm und das Entoderm.

Wenn wir alles Andere von der Bezeichnung „mittleres Keimblatt" ausschliessen, dann haben wir eine einheitliche und scharfe Begriffsbestimmung gewonnen. Wir schliessen also aus davon die Zellen, welche bei den Echinodermen- und Wurmlarven zwischen Ektoblast und Entoblast ein Mesenchym erzeugen, die Zellen am Urmund der Mollusken, Turbellarien und Plathelminthen, die zerstreuten Zellen der Bryozoen und Rotatorien und wir schlagen vor, dergleichen Gebilde mit dem besonderen Namen „Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms" zu belegen. Von den Keimblättern unterscheiden sie sich dadurch, dass sie nicht epithelial angeordnet und nicht eingefaltete Epithelschichten sind, dass sie vielmehr aus dem epithelialen Verbande als Wanderzellen ausscheiden, um zwischen den die Form bestimmenden Keimblättern oder den epithelialen Begrenzungsschichten eine Füllmasse zu bilden, welche die verschiedensten Functionen verrichten kann, ursprünglich aber wohl hauptsächlich als ein Stützorgan gedient hat. Ferner unterscheiden sich die Urzellen des Mesenchyms von den Keimblättern, welche in gleichmässiger Reihenfolge nach einander angelegt werden, auch dadurch, dass sie in ihrem Auftreten an keine bestimmte Zeit der embryonalen Entwicklung geknüpft sind. Während sie zum Beispiel bei den Echinodermen und Mollusken, ehe noch der Entoblast eingestülpt ist, schon auswandern, treten sie bei den Wirbelthieren erst auf dem Stadium der Urwirbelbildung in die Erscheinung.

Die vorgenommene Prüfung führt uns somit zu dem Endergebniss, dass man unter dem Worte „mittleres Keimblatt" bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle des alten unbestimmten zwei neue schärfere

Begriffe einzuführen. Durch dieselben werden die Begriffsbestimmungen, welche wir im ersten Heft unserer Studien (3 pag. 192—203) in einem besonderen Abschnitt „über die Benennung der Keimblätter und der Körperschichten" gegeben haben, in keiner Weise alterirt, vielmehr wird das dort Begonnene hier nur weiter fortgeführt. Wir benutzen daher diese Gelegenheit, jetzt noch einmal im Zusammenhang eine kurze Definition der verschiedenen Begriffe zu geben, welche wir zur Bezeichnung und Vergleichung der embryonalen und definitiven Schichten der thierischen Körper für nothwendig erachten. Wir sehen uns hierzu um so mehr veranlasst, als Balfour (155) unsere im ersten Heft gemachten Vorschläge für unnöthig erklärt und die Befürchtung ausspricht, dass durch sie nur noch weitere Verwirrung in eine schon verwickelte Nomenclatur eingeführt werde. Wir sind entgegengesetzter Ansicht. Die augenblickliche Verwirrung beruht nicht auf einer complicirten Namengebung, da wir es ja nur mit einigen wenigen Terminis technicis zu thun haben, sondern weit mehr darauf, dass man ganz verschiedene morphologische Theile mit ein und demselben Namen belegt. Diesem Uebelstand aber wollen wir gerade abhelfen.

Aus Gründen, welche wir in der Bearbeitung der Actinien dargelegt haben, unterscheiden wir zwischen den Blättern der Keime und den aus ihnen hervorgehenden organologisch und histologisch differenzirten Schichten der ausgebildeten Organismen. Die embryonalen Blätter verschiedener Thiere sind direct unter einander vergleichbar und homolog, weil die thierischen Grundformen, als deren Bestandtheile sie erscheinen, wie z. B. die verschiedenen Gastrulaformen einander homolog sind; von den definitiven Schichten lässt sich nicht das Gleiche sagen; sie sind nur in sehr beschränktem Maasse unter einander vergleichbar und sehr incomplet homolog, weil sie sich in den einzelnen Thierstämmen in der verschiedenartigsten Weise aus dem ursprünglich gleichartigen Zustand weiter ausgebildet und metamorphosirt haben; wie denn z. B. das Ektoderm und das Entoderm einer Actinie und einer Meduse sich organologisch und histologisch ganz anders verhalten als die gleichnamigen Schichten der Arthropoden und Wirbelthiere.

Unter einem Keimblatt verstehen wir nach wie vor embryonale Zellen, welche unter einander zu einer Epithellamelle

verbunden sind, die durch Faltung oder Differenzirung die Grundlage für die mannigfaltigsten Formen abgiebt.

Die einzelnen embryonalen Blätter bezeichnen wir als Ektoblast und Entoblast, parietales und viscerales Blatt des Mesoblasts.

Ektoblast und Entoblast sind die beiden primären durch Einstülpung der Blastula entstandenen Keimblätter; sie werden daher immer zuerst angelegt, sie sind auf eine einfache Stammform, die Gastraea, zurückführbar und begrenzen den Organismus nach Aussen und nach dem Urdarm zu.

Parietaler und visceraler Mesoblast oder die beiden mittleren Keimblätter sind stets späteren Ursprungs und entstehen durch Ausstülpung oder Einfaltung des Entoblasts, dessen Rest nun als secundärer Entoblast vom primären unterschieden werden kann. Sie begrenzen einen neugebildeten Hohlraum, das Enterocoel, welches als abgeschnürtes Divertikel des Urdarms zu betrachten ist. Wie die zweiblättrigen Thiere von der Gastraea, so sind die vierblättrigen von einer Coelomform ableitbar.

Embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, halten wir für etwas von den Keimblättern Verschiedenes und legen ihnen den besonderen Namen der Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms bei. Sie können sich sowohl bei zweiblättrigen als auch bei vierblättrigen Thieren entwickeln. Sie dienen dazu, zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen ein mit zerstreuten Zellen versehenes Secret- oder Bindegewebe zu erzeugen, dessen Zellen indessen gleich den epithelialen Elementen die mannigfachsten Differenzirungen eingehen können. So entstehen aus ihnen die zahlreichen Formen der Bindesubstanz, Muskelfaserzellen, Nervengewebe, Blutgefässe und Blut. Das Secretgewebe im einfachen oder im differenzirten Zustande mit allen seinen Derivaten bezeichnen wir als Mesenchym.

Für die Hauptschichten der ausgebildeten Thiere reserviren wir die von Allman für die Coelenteraten in gleichem Sinne eingeführten Worte: Ektoderm, Entoderm und Mesoderm.

Unter Ektoderm und Entoderm verstehen wir die äussere und innere Begrenzungsschicht des ausgebildeten Körpers, welche, vom Ektoblast und Entoblast des Keimes abstammend, das ursprüngliche Lageverhältniss bewahrt haben.

Unter Mesoderm dagegen begreifen wir die Summe aller

Gewebe und Organe, welche zwischen die beiden Begrenzungsschichten eingeschoben sind, mögen sie aus Mesenchymkeimen oder aus dem Mesoblast oder direct aus einem der primären Keimblätter ihren Ursprung nehmen. Je ferner die einzelnen Thierstämme einander stehen, um so weniger sind ihre Körperschichten unter einander vergleichbar, namentlich aber gewinnt das Mesoderm mit der Höhe der Organisation ein um so verschiedenartigeres Gepräge und vereinigt in sich Theile, die nach ihrem Ursprung von einander sehr abweichen.

2. Ueber die Erscheinungen und Ursachen der thierischen Formbildung.

Indem wir die Thatsachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, der vergleichenden Anatomie und der vergleichenden Histologie in gleicher Weise berücksichtigten, hoffen wir einen Einblick in die einzelnen Processe gewonnen zu haben, welche bei der Erzeugung thierischer Formen eine Rolle spielen. Wenn wir jetzt das früher Dargelegte noch einmal überblicken und dabei aus dem Besonderen das allgemein Gesetzliche herauszufinden suchen, dann werden wir zu dem Ergebniss gelangen, dass alle verschiedenartigen Processe sich doch in zwei Hauptgruppen zusammenfassen lassen. Alle thierischen Formen sind 1) durch Lageverschiebung und 2) durch histologische Differenzirung von Zellen entstanden. Die Lageverschiebung kann sich dann wieder in einer zweifachen Weise äussern: entweder in einer Einfaltung und Ausstülpung epithelialer Lamellen oder in einer Loslösung einzelner Zellen aus dem epithelialen Verbande.

1. Was den ersten Modus der Zellenverschiebung anlangt, so ist es die *Einfaltung und Ausstülpung epithelialer Lamellen*, welche im Allgemeinen die Architectonik der thierischen Körper bestimmt und ihre ursprüngliche und allereinfachste Grundform, die Blastula, in immer complicirtere Formen umgewandelt hat. Aus der Hohlkugel der Blastula, deren Wand eine einfache Epithellamelle ist, geht durch Einstülpung der einen Hälfte in die andere ein aus zwei Epithelblättern, aus Ektoblast und Entoblast, zusammengesetzter Becher, die Gastrula, hervor. Wie dann aus der Gastrula durch mannigfach modificirte Ausstülpung und Einfaltung bald nur des Ektoderms, bald des Entoderms, bald beider zusammen gar wunderbar verschiedene Formen entstehen können, das lehren uns die hierfür besonders interessanten Coelen-

teraten, indem hier Tentakeln sich bilden, dort Septen in den Urdarm hineinwachsen, dort Taschen mit vielfach gefalteten Wandungen erzeugt werden. In dieser Weise wird bei manchen Lucernarien, Acraspeden, Anthozoen eine so hohe Complication der zweiblättrigen Ausgangsform bedingt, dass zum vollen Verständniss schon eine grosse Uebung in morphologischer Anschauung gehört.

Und wieder ist es der Process der Faltenbildung, welcher den zweiblättrigen in einen vierblättrigen Organismus umwandelt, wenn aus dem Entoderm zwei Septen hervorwachsen und den Urdarm in den bleibenden Darm und die seitlichen Coelomsäcke abtheilen. Derselben Erscheinung begegnen wir, wenn die Coelomform durch Segmentirung eine höhere morphologische Stufe erreicht, sei es, dass bei den Anneliden sich Dissepimente anlegen, sei es, dass bei den Wirbelthieren sich von den beiden Coelomsäcken die Urwirbel oder Ursegmente abschnüren.

Durch Faltung und Einstülpung epithelialer Lamellen nehmen ferner zahlreiche Organe des Thierkörpers ihren Ursprung, das Nervenrohr, die Sinnesorgane, die Drüsen der Haut, des Darmkanals und der Leibeshöhle.

Durch Faltung endlich werden die oft so erstaunlich complicirten embryonalen Hüllen der Embryonen und Larven hervorgerufen, das Amnion, die seröse Hülle, die Allantois etc.

So tritt uns, wenn wir die Blastula zum Ausgangspunkt nehmen, in der Entwicklung thierischer Formen immer ein und dieselbe, wenn auch mannigfach variirte Erscheinung entgegen, durch deren hundertfältige Wiederholung die complicirtesten Systeme gesetzmässig in einander gefalteter Epithellamellen bedingt werden.

Es wird jetzt immer noch vielfach die Frage erörtert und oft als eine nicht spruchreife bezeichnet, ob die Gastrulabildung durch Invagination der ursprüngliche oder ein abgeleiteter Modus sei. Wer sich die hohe Bedeutung vergegenwärtigt, welche die Einfaltung bei der Erzeugung thierischer Formen hat, der wird wohl nicht länger zweifeln, dass die Darstellung, welche Haeckel (162) gegeben hat und nicht die Blastaeatheorie von Lankester (168) das Rechte getroffen hat, und dass man daher weiter festzustellen haben wird, in wie weit Fälle, in denen sich durch Delamination eine Gastrula entwickeln soll, wirklich vorkommen.

Ausstülpung und Faltenbildung sind der Ausdruck für ein ungleichmässiges Wachsthum epithelialer

Lamellen. Jeder Organismus erfährt fortwährend, so lange das Leben dauert, eine Zunahme seiner Zellen, und sofern dieselben epithelial angeordnet sind, muss mit ihrer Zunahme fortwährend auch eine Oberflächenvergrösserung verbunden sein. Wenn nun eine Zellenvermehrung in allen Theilen einer Epithellamelle sich gleichmässig abspielen würde, so müsste auch eine gleichmässige Vergrösserung der Oberfläche die Folge sein. Eine nach diesem Princip wachsende Blastula zum Beispiel würde keine anderen Veränderungen als eine beständige Vergrösserung der Kugeloberfläche erkennen lassen. Wenn dagegen das Wachsthum in verschiedenen Bezirken der Epithellamellen verschieden rasch abläuft, so werden nothwendigerweise Formveränderungen hierdurch veranlasst werden; rascher wachsende Theile werden aus dem Niveau der übrigen, um Platz zu gewinnen, herausrücken, sie werden sich ausstülpen oder einfalten.

Die hier ausgesprochenen Gesichtspunkte, welche auch His (143) in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher entwickelt hat, bedürfen keines näheren Commentars, so selbstverständlich erscheinen sie. Dagegen ist es schon schwieriger, eine Antwort zu geben, wenn wir nach den Ursachen fragen, welche dem ungleichen Wachsthum einer Epithellamelle zu Grunde liegen. Die Ursachen mögen mehrfacher Art sein, jedenfalls aber ist hier das eine Moment von grosser Bedeutung, dass Zellengruppen innerhalb einer Epithellamelle besondere Functionen übernehmen und in Folge dessen auch eigene Wachsthumsenergieen erhalten. Es ist dies ein Punkt, auf welchen wir bei Besprechung der histologischen Differenzirung der Zellen noch einmal zurückkommen werden.

Von den Lageveränderungen, welche durch Einfaltung von Epithel-Lamellen bewirkt werden, unterschieden wir oben das Auswandern einzelner Zellen aus dem epithelialen Verbande. Hierdurch wird eine besondere Gewebsform, das Mesenchym, erzeugt, welches zum Epithel in einen gewissen Gegensatz tritt und selbständig weiter wächst. Es füllt den Raum zwischen den Keimblättern aus und dringt in alle Lücken ein, welche bei den Faltungen und Ausstülpungen hervorgerufen werden. Es giebt so ein verbindendes und stützendes Gerüst ab, welchem die Epithelschichten und ihre Bildungsprodukte, die Drüsen mit ihren Röhren und Bläschen, die Muskelprimitivbündel und Nervenfasern, theils aufgelagert, theils eingebettet sind.

Als ein zweites Princip, welches auf die Form-

bildung einen grossen Einfluss ausübt, wurde die histologische Differenzirung der Zellen hingestellt. Sie ist eine der wichtigsten Vorbedingungen der Organentwicklung: „So lange als die Zellen eines Organismus gleichartig sind, ist nur wenig Veranlassung vorhanden, dass einzelne Körpertheile sich ungleich entwickeln, erst wenn sie sich histologisch differenzirt haben, wenn ein Theil der Zellen zu Muskeln, ein anderer zu Nerven geworden ist, ein anderer secretorische oder sensorielle Eigenschaften erworben hat etc., ist ein wirksamer Hebel für eine ungleiche Entwicklung der Körperregionen gegeben, weil ein jedes Gewebe eine besondere, von seiner Function abhängige Wachsthumsenergie erhält.“ (3 p. 214). Für die Art und Weise, in welcher die histologische Differenzirung bei der Formbildung zur Geltung gelangt, sind leicht zahlreiche Beispiele anzuführen. Wir erinnern an das Wachsthum einer Muskellamelle durch Einfaltung, an die Genese der Muskelprimitivbündel, an die Entstehung einer Drüse durch Wucherung aus einem umgrenzten kleinen Bezirk der Epitheloberfläche u. s. w.

Dem histologischen Differenzirungsprocess unterliegen in der verschiedensten Art und Weise sowohl die Zellen der Epithellamellen als auch die Zellen des Mesenchyms, und hier wie dort kann es zur Entstehung functionell gleichwerthiger Gewebe kommen. Muskel- und Nervenzellen zum Beispiel können sich sowohl aus jedem der vier Keimblätter als auch aus dem Mesenchym entwickeln. Denn wie wir im ersten Heft unserer Studien durch Anführung zahlreicher Fälle bewiesen haben, wohnt den einzelnen Keimblättern kein eigener specifischer histologischer Charakter inne, vielmehr sind es lediglich physiologische Momente, welche auf ein gegebenes und gesetzmässig angeordnetes Zellenmaterial einwirkend die Gewebebildung in dieser und jener Form hier oder dort anregen.

Auf der anderen Seite aber muss hervorgehoben werden, dass manche Gewebsproducte in morphologischer Hinsicht ein anderes Aussehen gewinnen, je nachdem sie von Epithel- oder von Mesenchymzellen abstammen. Konnten wir doch, um einen recht frappanten Fall anzuführen, durch einzelne Stämme des Thierreichs hindurch einen epithelialen und einen mesenchymatösen Typus des Muskelgewebes nachweisen. Ja es können selbst einzelne Stämme des Thierreichs einen oft sehr abweichenden Charakter zur Schau tragen, je nachdem die histologische Differenzirung sich bei ihnen mehr an Epithellamellen oder an Mesenchymzellen abspielt, wie

uns ein Vergleich der Turbellarien, Plattwürmer und Mollusken mit den Chaetognathen, Anneliden, Arthropoden und Wirbelthieren gelehrt hat.

3. Die Geschichte der Coelomtheorie.

Die Entstehungsweise der Leibeshöhle, welche wir hier vorgetragen haben, scheint uns für das Verständniss der thierischen Formbildung von weittragender Bedeutung zu sein; sie bildet gleichsam die Angel, um welche sich eine ganze Summe weiterer Folgen bewegt. In Würdigung dieses Verhältnisses haben wir einmal unsere Abhandlung, trotzdem noch andere Fragen in ihr besprochen werden, als Coelomtheorie betitelt und sehen uns zweitens jetzt zum Schlusse noch veranlasst, in einem besonderen Abschnitt ausführlicher auf die Geschichte der Coelomtheorie einzugehen.

Auf Grund von Beobachtungen, welche beim Studium der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere gewonnen worden waren, hatte sich unter den Morphologen die allgemein angenommene Ansicht ausgebildet, dass die Leibeshöhle durch eine Spaltung im mittleren Keimblatt entstehe. Von manchen Seiten wurde dann die weitere Theorie hieran angeknüpft, dass der zwischen Darm- und Körperwand auftretende Spaltraum ursprünglich den Zweck gehabt habe, den durch die Verdauung im Darm erzeugten und durch seine Wandung transsudirenden Nährsaft aufzunehmen und an die angrenzenden Gewebe abzugeben, und dass er dadurch zum Ausgangspunkt für das Blut- und Lymphgefässsystem geworden sei. Die Existenz von blutführenden, mit Gefässen communicirenden Leibeshöhlen mancher Thiere schien sehr zu Gunsten einer derartigen Hypothese zu sprechen.

Die Allgemeingültigkeit dieser Anschauungen wurde zum ersten Male im Jahre 1864 durch eine von Alexander Agassiz (71) an Echinodermenlarven gemachte Entdeckung erschüttert, nach welcher die Leibeshöhle und das Wassergefässsystem sich aus Ausstülpungen des Darmkanals entwickeln. Bald darauf bestätigte Metschnikoff (72) 1869 nicht allein die Angaben von Agassiz in seinen ausgedehnten Echinodermenstudien, sondern er beobachtete auch noch einen Fall ähnlicher Entwicklung der Leibeshöhle bei der Tornaria, der Larve von Balanoglossus, welche in vieler Beziehung einer Asteridenlarve gleicht (98). Noch mehr Aufsehen aber erregte es, als Kowalevsky (94) 1871 seine Ent-

wicklungsgeschichte der Sagitta veröffentlichte und zeigte, wie der Urdarm der Gastrula durch 2 Falten in 3 Räume, in secundären Darm und seitliche Leibessäcke, abgetheilt wird, was 1873 durch Untersuchungen von Bütschli (91) eine rasche und volle Bestätigung erhielt. Der Sagittenentwicklung liess darauf Kowalevsky (86, 87) nach kurzer Pause (1874) seine Brachiopodenarbeit folgen, in welcher er wieder die Wissenschaft mit dem neuen wichtigen Factum bereicherte, dass auch in dieser Classe sich die Leibeshöhle in derselben Art, wie bei den Chaetognathen anlege.

Die angeführten Beobachtungen wurden der Ausgangspunkt für eine Reihe von Speculationen, welche durch eine Arbeit Metschnikoffs (9) 1874 eingeleitet wurden. Derselbe verglich die Echinodermenlarven auf dem Stadium, wo aus dem Urdarm 2 Ausstülpungen hervorsprossen, mit den Coelenteraten, besonders mit den Larven der Ctenophoren, und suchte darzulegen, dass das Gastrovascularsystem nicht schlechtweg für einen „Darmkanal zu halten sei, vielmehr einer ganzen Summe von Organen des Echinodermenkörpers entspreche, welche während eines vorübergehenden Coelenteratenstadiums auch hier ein gemeinschaftliches System bilden.“ (p. 77). Metschnikoff trat hiermit einer zuerst von Leuckart (8) geäusserten Ansicht bei, nach welcher Darmkanal und Leibeshöhle der übrigen Thiere im coelenterischen Apparat noch vereinigt sind.

Eine vielseitige Gestaltung gewannen indessen die Speculationen über das Coelom der Thiere erst im Geiste von drei hervorragenden, englischen Morphologen, von Huxley (166), Lankester (169) und Balfour (131), welche im Jahre 1875 in demselben Bande des Quarterly journal ihre Essays über diesen Gegenstand rasch hinter einander veröffentlichten. In einem kleinen Aufsatz „Classification of the animal kingdom“ unterscheidet Huxley 3 nach ihrer Genese verschiedene Arten der Leibeshöhle als Enterocoel, Schizocoel und Epicoel. Ein Enterocoel, welches von Ausstülpungen des Urdarms abstammt, soll den Echinodermen, der Sagitta und dem Balanoglossus zukommen und gewissermaassen schon vorgebildet sein bei den Coelenteraten, den dendrocoelen Turbellarien und den Trematoden in ihrem mit Aussackungen reichlich versehenen Ernährungssystem oder coelenterischen Apparat. Als Schizocoel bezeichnet Huxley einen durch Spaltung im Mesoderm auftretenden Raum und lässt mit einem solchen die Mollusken und Anneliden versehen sein, während er die Frage bei den Brachiopoden und Polyzoen als eine offene behandelt. Unter

einem Epicoel versteht er einen Hohlraum, der durch Einstülpung des Ektoblasts, wie der Perithoracalraum der Tunicaten angelegt wird, und er wirft hierbei die Frage auf, ob die Spaltung des Mesoblasts bei den Wirbelthieren nicht eine andere Bedeutung habe, als der anscheinend ähnliche Process bei den Arthropoden, Anneliden und Mollusken, und ob Pericardium, Pleura und Peritoneum nicht Theile des Ektoblasts seien, gleich dem Perithoracalraum der Tunicaten.

Angeregt durch Metschnikoff und Huxley kommt Lankester schon im nächsten Heft desselben Journals in einem Artikel: on the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivipara, auf die Coelomfrage zu sprechen, die an erhöhter Bedeutung gewonnen habe. Bis nicht entscheidende Beweise für eine verschiedenartige Genese der Leibeshöhle beigebracht seien, will er der Hypothese eines bei allen Thieren einheitlichen Ursprungs den Vorzug geben; so lässt er denn das Schizocoel aus dem Enterocoel hervorgegangen und in manchen Fällen den ursprünglichen Bildungsmodus so weit verwischt sein, dass man nur noch einige Mesoblastzellen vom Entoblast abstammen sehe. Die anscheinende Spaltung des Mesoblasts erklärt er in der Weise, dass Ausstülpungen des Urdarms ihr Lumen verloren haben, dass daher vom Entoblast solide Zellenmassen geliefert werden, welche nachträglich erst wieder eine Höhlung gewinnen (p. 165).

An Lankester's Aufsatz schliesst sich unmittelbar im 3ten Heft des Journals die Abhandlung von Balfour „Early stages in the development of vertebrates“ an, deren Ideengänge dann einige Jahre später in der ausgezeichneten Monographie über die Entwicklung der Elasmobranchier (132) noch weiter ausgeführt sind, so dass wir zweckmässig beide Schriften gleich gemeinsam besprechen. Balfour geht in denselben in einer mehr critischen Weise auf die Coelomtheorie ein und beschränkt sich hauptsächlich auf die Erklärung der Verhältnisse der Wirbelthiere. Bei einem Ueberblick über die embryologische Literatur zeigt er, dass fast in allen Thierabtheilungen der Mesoblast vom Entoblast abstammt, und dass auch die Körpermuskulatur fast durchweg mesoblastischen und somit in letzter Instanz entoblastischen Ursprungs ist. Indem er dann die Art und Weise erörtert, in welcher der Mesoblast sich aus dem Entoblast entwickelt und mit den bei den Echinodermen, Chaetognathen und Brachiopoden sicher gestellten Befunden beginnt, sucht er wahrscheinlich zu machen, dass auch bei den Wirbelthieren der Mesoblast ursprünglich nichts Anderes

als die Wandung zweier Divertikel des Urdarms gewesen sei. Bei den Elasmobranchiern entstehe der Mesoblast nach seinen Untersuchungen vom Urmund aus in Form zweier lateraler, nach oben und unten getrennter Zellenmassen, welche vom Entoblast abstammen; dadurch, dass in jeder Masse alsbald eine gesonderte Höhle auftrete, erscheine das Coelom von Anfang an als eine paarige Bildung; es reiche ursprünglich auch in die Urwirbel hinein, so dass man sagen könne, die Körpermuskulatur entwickele sich aus der Wandung zweier Coelomsäcke. Gegen seine Deutung, meint Balfour, könne die anfänglich solide Beschaffenheit der beiden Mesoblastmassen nicht in's Gewicht fallen, da in zahlreichen Fällen Organe, welche eigentlich Höhlungen enthalten müssten, solid entwickelt und erst nachträglich hohl werden, wie man denn bei manchen Echinodermen an Stelle hohler Divertikel des Urdarms solide Zellenmassen antreffe. Als schwerer verständlich bezeichnet Balfour die Thatsache, dass die Muskulatur von den Wandungen der Urdarmdivertikel herrühre, da sie doch bei den Coelenteraten von dem Ektoderm geliefert werde, und er stellt zur Erklärung dieses Punktes zwei Hypothesen auf, die wir hier übergehen wollen, da sie von keiner Tragweite sind.

Einen sicheren Boden gewann die Coelomtheorie, als Kowalevsky (146) im Jahre 1877 wieder mit der bedeutenden Entdeckung hervortrat, dass beim Amphioxus lanceolatus die Urwirbel abgeschnürte Aussackungen des Urdarms sind. Auch verfehlte Balfour nicht, noch in der Einleitung zu seiner Monographie der Elasmobranchier die Arbeit von Kowalevsky (132) als einen Beweis für seine Ansicht hervorzuheben.

Mit welchem Eifer man in England die wichtige Frage nach der Genese des Coeloms behandelt hat, erkennt man recht deutlich daran, dass auch in den letzten 3 Jahren Huxley sowohl als Lankester und Balfour immer wieder eine Gelegenheit ergriffen haben, um ihre Ansichten in modificirter Form vorzutragen. Huxley (167) kommt an mehreren Stellen seines Lehrbuchs der wirbellosen Thiere auf die Coelomtheorie zu sprechen und betont die sich darbietenden Schwierigkeiten, wenn es zu bestimmen gelte, welche von den unterschiedenen Formen der Leibeshöhle sich bei einer gegebenen Thierabtheilung vorfinde. Auch lässt er es jetzt dahin gestellt sein, ob überhaupt ein fundamentaler Unterschied zwischen einem Enterocoel und einem Schizocoel aufrecht zu erhalten und ob letzteres nicht vielleicht nur eine Modification des ersteren sei. Um seine Urtheile näher kennen zu

lernen, lese man die Abschnitte pag. 560—563 und pag. 608—609 seines Lehrbuchs.

Um so bestimmter tritt Lankester (170) für einen einheitlichen Ursprung des Mesoderms ein; er nimmt überall ein Enterocoel an und glaubt in keinem Falle eine spaltartige Entstehung des Coeloms zulassen zu sollen, wobei seine Speculationen sich immer mehr von der empirischen Basis entfernen. Weil bei Hydra die Muskulatur aus dem Ektoderm abstammt, folgert er das Gleiche auch für die übrigen Thiere und erklärt alle die Fälle, wo die Muskeln vom Mesoblast abstammen, durch das von ihm aufgestellte Princip der „precocious segregation", mit welchen man in dieser Fassung Alles erklären kann. In derselben gewaltsamen Weise leitet er bei allen Thieren das Epithel der Leibeshöhle und der Blut- und Lymphbahnen und die Blut- und Lymphkörperchen von gastrovascularen Ausstülpungen des Urdarms ab. Selbst solche Fälle, in welchen, wie bei manchen Mollusken, einzelne amoeboide Zellen sich vom Epithel ablösen und zwischen Ektoderm und Entoderm zerstreuen, glaubt er noch als eine modificirte Entwicklung von Ausstülpungen des Urdarms deuten zu müssen.

Der von Lankester ausgesprochenen Grundanschauung von einem einheitlichen Ursprung der Leibeshöhle nähert sich Balfour, der übrigens seine Speculationen mit einer berechtigten Reserve vorträgt, in zwei kleinen, soeben erschienenen Abhandlungen, von welchen die eine „über die Structur und Homologieen der Keimblätter des Embryo" (155), die andere „über Larvenformen" (156) handelt. Die bis jetzt vorliegenden Beobachtungen über die Genese des Mesoblasts theilt er hierbei in 6 Gruppen ein und erörtert die Möglichkeit, ob dieselben auf einen gemeinsamen Typus zurückzuführen seien. Er findet es sehr wahrscheinlich, dass in allen den zahlreichen Fällen, wo der Mesoblast in Form paariger Anlagen von den Lippen des Blastoporus hervorwächst, ursprünglich 2 Divertikel vorgelegen haben (Mollusken, Polyzoen, Chaetopoden, Gephyreen, Nemathelminthen, Vertebraten etc.), und dass überall, wo eine Leibeshöhle vorkommt, dieselbe vom Urdarm abstammt. Im Ungewissen dagegen ist Balfour, ob die coelomlosen Thiere, die Plathelminthen, vielleicht einmal ein Enterocoel, welches später obliterirt ist, besessen haben, oder ob sie sich im Mangel einer Leibeshöhle direct an die Coelenteraten anschliessen. „Vielleicht", bemerkt er, „sind die Triploblastica aus 2 Gruppen zusammengesetzt, einer ursprünglichen Gruppe, den Plattwürmern, in welcher

keine vom Darm unterschiedene Leibeshöhle besteht, und einer zweiten aus ihnen ableitbaren Gruppe, in welcher 2 Divertikel sich vom Darm zur Bildung einer Leibeshöhle abgetrennt haben.“ Auf unsere Untersuchung der Actinien gestützt, ist er der Ansicht, dass die Muskulatur sich aus dem Entoblast der Divertikel differenzirt habe. Die ganze Mesoblastfrage bezeichnet indessen Balfour als eine noch sehr dunkle in folgenden Sätzen: „However this may be, the above considerations are sufficient to show, how much there is, that is still obscure with reference even to the body cavity. If embryology gives no certain sound as to the questions just raised with reference to the body cavity, still less is it to be hoped that the remaining questions with reference to the mesoblast can be satisfactorily answered.“

Während in England, wie uns der geschichtliche Ueberblick gezeigt hat, die Entdeckungen von Agassiz, Metschnikoff und Kowalevsky auf einen fruchtbaren Boden gefallen waren und Morphologen wie Huxley, Lankester und Balfour zu weittragenden und zum Theil glücklichen Speculationen veranlasst hatten, ist auf diesem Gebiete in Deutschland keine Bewegung in das Leben gerufen und eine Weiterbildung der besprochenen Theorieen nicht versucht worden; im Gegentheil waren einige Forscher, welche sich einem einheitlichen Ursprung des Mesoblasts zuneigten, bestrebt, in den Entwicklungszuständen der Mollusken die Anknüpfungspunkte zu einer Erklärung zu suchen, wie z. B. Rabl und Hatschek (102) den am Blastoporus gelegenen grossen Urzellen des Mesoderms eine grosse Bedeutung beigelegt haben.

Vor zwei Jahren begannen wir uns näher mit der Coelomfrage zu beschäftigen; im Hinblick auf sie wurde ein Aufenthalt in Messina benutzt, die so wichtigen Chaetognathen anatomisch, histologisch und entwicklungsgeschichtlich (93) nach allen Richtungen hin zu untersuchen. Die Beobachtungen Kowalevsky's (94) wurden bestätigt, der Bildungsmodus der Muskulatur aus dem Epithel des Enterocoels und der entoblastische Ursprung der Geschlechtsorgane (Bütschli 91) festgestellt, Beziehungen zu den Coelenteraten, namentlich zu den Actinien, gewonnen. Werthvolle Fingerzeige für die Coelom- und Mesoblastfrage erhielten wir dann ferner durch die gleichzeitig vorgenommene histologische Bearbeitung der Actinien und der Ctenophoren. Bei den Actinien (3) wurde der Nachweis geliefert, dass der wichtigste Theil der Muskulatur sich aus dem Epithel des Urdarms und zwar noch in der ursprünglichen Form von Epithelmuskelzellen entwickelt, welche

Thatsache denn auch neuerdings Balfour in passender Weise zur Erklärung der Genese der Muskulatur bei den Vertebraten herangezogen hat. Die entodermale Abstammung der Geschlechtszellen bei den Anthozoen wurde beobachtet und als ein erklärendes Moment für die Bildung der Geschlechtsorgane aus dem Epithel der Urdarmdivertikel oder des Enterocoels der Chaetognathen benutzt. Auf der anderen Seite zeigten uns die Ctenophoren (5) eine von den übrigen Coelenteraten ganz abweichende histologische Beschaffenheit ihrer Gewebe, namentlich ihrer Muskeln und Nerven, und dies veranlasste uns schon damals auf den Gegensatz zwischen der histologischen Differenzirung eines epithelialen Gewebes und eines Secretgewebes aufmerksam zu machen.

So waren schon im Laufe des Sommers 1879 die entscheidenden Gesichtspunkte gewonnen, aus deren Verfolgung die Coelomtheorie entstanden ist. Die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere und Arthropoden wurde alsbald in Angriff genommen, Thiere aus mehreren Abtheilungen auf diesen und jenen Punkt histologisch untersucht. Durch eigene Beobachtung sowohl als auch aus der Literatur wurde Material für die vorliegende Abhandlung gesammelt, für welche wir schon in der Einleitung zur Monographie der Chaetognathen (93 pag. 2) gleichsam das Programm in folgenden Sätzen aufgestellt haben:

„Erstens ist es in systematischer Beziehung von Werth zu wissen, in welchen Abtheilungen des Thierreichs das Coelom durch Einfaltung, in welchen durch Spaltbildung entsteht; denn je nachdem das eine oder andere stattfindet, werden die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Thiere zu einander beurtheilt werden müssen. Zweitens scheint uns die verschiedene Bildungsweise des Coeloms für den ganzen morphologischen Aufbau des Organismus von tief eingreifender Bedeutung zu sein. Wie wir später noch im Einzelnen nachzuweisen gedenken, wird je nach der Genese des Coeloms auch die Entwicklung des Mesoblasts und des Mesoderms, der Körpermuskulatur, der Geschlechts- und Excretionsorgane eine verschiedene sein. Es wird daher das Studium der Coelombildung auch auf die Weiterentwicklung der Blättertheorie seinen Einfluss ausüben müssen."

Tabellarische Uebersicht der

Metazoen.

I. Coelenteraten.

1. Zoophyten.

II. Pseudocoelier.

2. Scoleciden.
    a. Bryozoen.
    b. Rotatorien.
    c. Plathelminthen.
3. Mollusken.

III. Enterocoelier.

4. Coelhelminthen.
    a. Nematoden.
    b. Chaetognathen.
    c. Brachiopoden.
    d. Anneliden (+ Gephyreen).
    e. Enteropneusten.
    f. Tunicaten.
5. Echinodermen.
6. Arthropoden.
7. Vertebraten.

Verzeichniss der benutzten Literatur.

I. Coelenteraten.

1. Beneden, Ed. v., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2me série. T. XXXVII. No. 5. 1874.

2. Hertwig, Oscar und Richard, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.

3. Dieselben, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Studien zur Blättertheorie. Heft I. 1879.

4. Hertwig, Oscar, Ueber die Muskulatur der Coelenteraten. Jenaische Sitzungsberichte. 12. Dec. 1879.

5. Hertwig, Richard, Ueber den Bau der Ctenophoren. Studien zur Blättertheorie. Heft III. 1880.

6. Kowalevsky, A., Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIIe série. Tome X. No. 4. 1866.

7. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden, Sympodium coralloides und Clavularia crassa. Zoologischer Anzeiger. II. Jahrg. No. 38.

8. Leuckart, R., Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen. Braunschweig 1848.

9. Metschnikoff, El., Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV p. 15—83. 1874.

10. Schulze, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIX—XXXII.

II. Pseudocoelier.

Rotatorien.

11. Grenacher, H., Einige Beobachtungen über Räderthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 483—499.

12. Leydig, F., Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VI.

13. Möbius, K., Ein Beitrag zur Anatomie des Brachionus plicatilis, eines Räderthiers der Ostsee. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV p. 103—114.

14. Salensky, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Brachionus urceolaris. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXII p. 455—467.

15. Semper, Trochosphaera aequatorialis, das Kugelräderthier der Philippinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXII p. 311—323.

Bryozoen.

16. Barrois, J., Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille 1877.

17. Hatschek, B., Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIX p. 502—549.

18. Kowalevsky, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Loxosoma Neapolitanum. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. X. No. 2.

19. Nitsche, H., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolaemen Süsswasserbryozoen. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1868. p. 465—521.

20. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XX p. 1—37.

21. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Neue Folge. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXI p. 416—499.

22. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV. Suppl. p. 343—402.

23. Schmidt, O., Die Gattung Loxosoma. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XII p. 1—15.

24. Salensky, W., Etudes sur les Bryozoaires entoproctes. Annales des Sciences Natur. 6e Sér. Zool. T. V. No. 3.

25. Vogt, C., Sur le Loxosome des Phascolosomes. Archives de Zool. expér. et génér. T. V p. 305—356.

Plathelminthen.

a. Turbellarien und Trematoden.

26. Bütschli, O., Bemerkungen über den excretorischen Gefässapparat der Trematoden. Zool. Anzeig. Bd. II p. 88.

27. Fraipont, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trématodes et des Cestoides. Archives de Biologie. Vol. I. 1880.

28. Graff, L., Kurze Berichte über fortgesetzte Turbellarienstudien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX Supl. p. 457—466.

29. Derselbe, Ueber Planaria Limuli. Zool. Anz. Bd. II p. 202.

30. Hallez, P., Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'institut zoologique de Lille. Fasc. II.

31. Hertwig, Richard, Ueber das Auge der Planarien. Jenaische Sitzungsberichte. 1880.

32. Jhering, H. v., Graffilla muricicola, eine parasitische Rhabdocoele. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIV.

33. Kennel, J. v., Bemerkungen über einheimische Landplanarien. Zool. Anzeig. Bd. I p. 26.

33[a]. Derselbe, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien, Rhynchodemus terrestris O. F. Müller und Geodesmus bilineatus Metschnikoff. Arbeiten a. d. zool, zoot. Inst. zu Würzburg. Bd. V p. 120—161.

34. Lang, A., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. I p. 459—489.

35. Derselbe, Ueber das Nervensystem der Trematoden. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. II. Bd. 1. Heft p. 28—53. 1880.

35[a]. Derselbe, Notiz über einen neuen Parasiten der Tethys aus der Abtheilung der rhabdocoelen Turbellarien. Mittheil. a. d. zool. Station zu Neapel. Bd. II p. 107—113.

36. Metschnikoff, E., Ueber Geodesmus bilineatus Nob. (Fasciola terrestris O. F. Müller?), eine europäische Landplanarie. Bulletins de l'Acad. de St. Pétersbourg. T. IX p. 433—447.

37. Moseley, On the Anatomy and Histology of the Landplanarians of Ceylon. Philosophical Transactions. Vol. 164. Pt. I p. 105—171.

b. Nemertinen.

38. Barrois, J., Mémoire sur l'embryologie des Némertes. Annales des Sciences Natur. Zool. Sér. VI. T. VI. No. 3.

39. Bütschli, O., Einige Bemerkungen zur Metamorphose des Pilidium. Archiv f. Naturg. Jahrg. 39. Bd. I p. 276—284.

40. Graff, L., Geonemertes calicophora, eine neue Landnemertine. Morpholog. Jahrb. Bd. V p. 430—449.

41. Hoffmann, C. K., Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. 1. Zur Entwicklungsgeschichte von Tetrastemma varicolor. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. III p. 205—217.

42. Derselbe, Zur Anatomie und Ontogenie von Malacobdella. Ebenda. Bd. IV p. 1—31.

43. Hubrecht, A. W., Zur Anatomie und Physiologie des Nervensystems der Nemertinen. Naturk. Verh. der koninkl. Akademie. Deel XX.

44. Intosh, Mc., A monograph of the British Annelids. Prt. I. The Nemerteans. London 1873.

45. Kennel, J. v., Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen. Arbeit. a. d. zoolog. zootom. Institut in Würzburg. Bd. IV p. 305—381.

46. Metschnikoff, E., Entwicklungsgeschichte einiger Nemertinen. Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg. S. VII. T. XIV. No. 8. 1869.

Mollusken.

47. Boll, Fr., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. V. Suppl.

48. Bobretzky, Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XIII p. 95—170.

49. Derselbe, Untersuchung über die Entwicklung der Cephalopoden. Nachrichten d. kaiserl. Ges. der Freunde der Naturw. zu Moskau. Bd. XXIV. Citirt nach Hofmann Schwalbe's Jahresber. f. 1878.

50. Brock, Studien einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrb. Bd. VI.

51. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIX.

52. Flemming, W., Ueber Bindesubstanz und Gefässwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIII p. 817—868.

53. Fol, H., Note sur le développement des Mollusques Ptéropodes et Céphalopodes. Archives d. Zool. expér. et génér. T. III p. XXXIII—LVI.

54. Derselbe, Sur le développement des Hétéropodes et des Gastéropodes Pulmonés. Comptes rendus. T. LXXXI p. 472 — 474, 523 — 526.

55. Derselbe, Sur le développement des Ptéropodes. Archives de Zool. exp. et génér. T. IV.

56. Derselbe, Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. Archives de Zool. expér. et génér. T. V p. 105—158.

57. Derselbe, Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés. Archives de Zool. exp. et génér. T. VIII p. 103—232.

58. Gegenbaur, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte dieser Thiere. Leipzig 1855.

59. Hatschek, B., Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. III. Heft I. 1880.

60. Jhering, H. v., Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden. Morphol. Jahrb. Bd. III p. 155.

61. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton. Morphol. Jahrb. Bd. IV p. 128—146.

62. Kollmann, Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XIII p. 558—603.

62[a]. Derselbe, Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXVI p. 87—103.

63. Lankester, E. Ray, Observations on the development of the Cephalopoda. Quarterly Journ. of microsc. science. N. S. Vol. XV p. 37—47.

64. Derselbe, Contributions to the Developmental History of the Molluska. Philosophical Transactions. Vol. 165 Pt. I p. 1—49. 1875.

65. Derselbe, Observations on the development of the Pondsnail and on the early Stages of other Mollusca. Quart. Journ. of Microsc. Sciences. N. S. Vol. XIV p. 365—391. 1874.

65[a]. Derselbe, On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivipara. Ebenda Vol. XVI p. 377—385. 1876.

66. Posner, C., Ueber den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XI p. 517—561.

67. Rabl, Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten. Jenaische Zeitschr. Bd. IX p. 195—240.

68. Derselbe, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. Bd. X p. 310—393.

69. Derselbe, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V p. 562—660.

70. Ussof, M., Zoologisch embryologische Untersuchungen. Archiv f. Naturgesch. 46. Jahrg. Bd. I p. 329—372.

III. Enterocoelier.

Echinodermen.

71. Agassiz, Alexander, Embryology of the starfish. Contributions to the natural history of the United States. Bd. V.

72. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg. VIIe ser. T. XIV. 1869. No. 8.

73. Selenka, E., Zur Entwicklung der Holothurien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXVII. 1876.

74. Derselbe, Keimblätter und Organanlage bei Echiniden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. 1879.

Nematoden.

75. Bütschli, Giebt es Holomyarier? Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII p. 402.

76. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Cucullanus elegans. Ebenda Bd. XXVI p. 103.

77. Derselbe, Untersuchungen über die beiden Oxyuren der Blatta orientalis. Ebenda Bd. XXI p. 252.

78. Claus, Ueber einige im Humus lebende Anguillulinen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XII p. 354—359.

79. Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVIII p. 322.

80. Derselbe, Ueber die Muskelelemente von Gordius. Ebenda. Bd. XIX p. 287.

81. Leuckart, Die menschlichen Parasiten. II. Leipzig 1876.

82. Schneider, Noch ein Wort über die Musculatur der Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 284.

83. Derselbe, Ueber Muskeln und Nerven der Nematoden. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1860. p. 224—243.

84. Derselbe, Neue Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Nematoden. Archiv f. Anat. u. Phys. 1863.

85. Derselbe, Monographie der Nematoden. Berlin 1866.

Brachiopoden.

85[a]. Huxley, Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Annals and Magaz. of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XIV p. 285—294.

86. Kowalevsky, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden. Schwalbe's Jahresbericht. Bd. II p. 336.

87. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung der Bra-

chiopoden. Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss, der Anthropologie u. Ethnographie. Bd. XIV. Moskau 1875. (Russisch.)

88. Lacaze-Duthiers, Histoire de la Thécidie. Annales des Sciences naturelles. Zoologie. 4e série. T. XV p. 259.

89. Morse, On the systematic Position of the Brachiopoda. Proceedings of the Boston Society of natural history. 1873.

90. Steenstrup, J., Om Anomia. Oversigt over det kong. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. Kiöbenhavn 1848. (Citirt nach Morse.)

Chaetognathen.

91. Bütschli, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII p. 409—413. 1873.

92. Derselbe, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus. Ebenda Bd. XXVI p. 393 u. 394 Anm. 1876.

93. Hertwig, Oscar, Die Chaetognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Eine Monographie. Studien zur Blättertheorie. Heft II.

94. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIIe série. T. XVI. No. 12. 1871.

95. Langerhans, Das Nervensystem der Chaetognathen. Monatsbericht der königl. Academie der Wissenschaften zu Berlin. 1878.

Enteropneusten.

96. Agassiz, A., The history of Balanoglossus and Tornaria. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. IX p. 434. 1873.

97. Kowalevsky, Anatomie des Balanoglossus delle Chiaje. 1866. Mémoires de l'Academ. de St. Pétersbourg. S. VII. T. X .No. 3.

98. Metschnikoff, Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XX p. 131.

99. Spengel, J. W., Ueber den Bau und die Entwicklung des Balanoglossus. Amtlicher Bericht der 50sten Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte. München 1877.

Anneliden.

100. Claparède, Edouard, Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 563—620.

101. Greeff, R., Die Echiuren. Nova Acta der Ksl. Leop. Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Halle 1879.

102. Hatschek, B., Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. I. 1878.

103. Derselbe, Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae. Ebenda. Bd. III. 1880.

104. Derselbe, Protodrilus Leuckartii. Eine neue Gattung der Archianneliden. Ebenda. Bd. III. 1880.

105. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte des Euaxes. Entwicklungsgeschichte des Lumbricus. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. sér. T. XVI. No. 12.

106. Ratzel, Histologische Untersuchungen an niederen Thieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX p. 257—281. 1869.

107. Salensky, Ueber die Metamorphose des Echiurus. Morphol. Jahrb. Bd. II p. 319—328.

108. Spengel, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIV.

Tunicaten.

109. Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. 1872.

110. Langerhans, P., Zur Anatomie der Appendicularien. Monatsbericht der Berliner Akademie. 1877.

Arthropoden.

111. Balfour, F. M., Notes on the development of the Araneina. Studies from the morphological Laboratory in the university of Cambridge. 1880.

112. Derselbe, On certain points in the anatomy of Peripatus capensis. Quart. journ. of micr. science. N. S. Vol. XIX. 1879.

113. Beneden, Ed. v., De l'existence d'un appareil vasculaire à sang rouge dans quelques Crustacés. Zool. Anz. 1880. No. 47 u. 48.

114. Bobretzky, N. W., Zur Embryologie der Arthropoden. Aufzeichn. der Kiewer Gesellsch. der Naturf. Bd. III. Heft 2. (Citirt nach Hofmann Schwalbe's Jahresbericht f. 1873.)

115. Derselbe, Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXI p. 195—216.

116. Claus, C., Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

117. Graber, V., Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XV p. 630—640.

118. Derselbe, Vergleichende Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insecten. Naturkräfte. Bd. XXII.

119. Grobben, C., Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. II. Heft 2.

120. Derselbe, Die Antennendrüse der Crustaceen. Ebenda. Bd. III.

121. Hatschek, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. Bd. XI p. 115—149.

122. Heider, C., Die Gattung Lernanthropus. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. II p. 269—368.

123. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIIe série. Tom. XVI. No. 12.

124. Mayer, P., Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jenaische Zeitschr. Bd. XI p. 188—269.

125. Metschnikoff, Embryologische Studien an Insecten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVI p. 389—500.

126. Derselbe, Embryologie der doppelfüssigen Myriapoden (Chilognathen). Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIV p. 253—284.

127. Derselbe, Embryologisches über Geophilus. Ebenda. Bd. XXV p. 313—323.

128. Stecker, Die Anlage der Keimblätter bei den Diplopoden (Chilognathen). Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIV p. 6—17.

129. Weismann, A., Die Entwicklung der Dipteren. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Insecten. Leipzig 1864 (auch Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIII u. XIV).

130. Weber, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der sog. Leber der Crustaceen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XVII p. 385—457.

Wirbelthiere.

131. Balfour, F. M., Early stages in the development of vertebrates. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XV p. 207—226. 1875.

132. Derselbe, A monograph of the development of elasmobranch fishes. London 1878.

133. v. Bambeke, Formation des feuillets embryonnaires et

de la notocorde chez les urodèles. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2me sér. T. L. 1880.

134. Bornhaupt, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Diss. inaug. Dorpat 1867.

135. Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten a. d. zool. zoot. Institut zu Würzburg. Bd. IV. 1877.

136. Calberla, Studien über die Entwicklung der quergestreiften Muskeln und Nerven der Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. 1875.

137. Egli, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Geschlechtsorgane. Diss. inaug. Zürich 1876. (Citirt nach Kölliker.)

138. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morpholog. Jahrb. Bd. IV p. 1—112. 1878.

139. Derselbe, Ueber die Homologie der sog. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten. Ebenda. Bd. IV p. 663 1878.

140. Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

141. Grenacher, Beiträge zur näheren Kenntniss der Musculatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XVII p. 577. 1867.

142. Hertwig, Oscar, Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblatts der Wirbelthiere. Jenaische Sitzungsberichte. Novb. 1880.

143. His, W., Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. Leipzig 1879.

144. Kölliker, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

145. Derselbe, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Zool. Anzeiger. 1880.

146. Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

147. Kupffer, Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anzeiger. 1879 p. 594—595.

148. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873.

149. Derselbe, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XII. 1876.

150. Pflüger, Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.

151. Scott, W. B., and Osborn, H. F., On some points in the early development of the common newt. Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. 1880.

152. Semper, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Würzburg 1875.

153. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879.

154. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.

IV. Allgemeines.

155. Balfour, F. M., On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quarterly journal of microscopical science. 1880. p. 240—273.

156. Derselbe, Larval forms: their nature, origin and affinities. Ebenda. 1880.

157. Claus, C., Die Typenlehre und Haeckel's sogenannte Gastraeatheorie. Wien 1874.

157[a]. Derselbe, Grundzüge der Zoologie.

158. Flemming, Ueber Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXX. Suppl. p. 466—473.

159. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. 2te Aufl. 1878.

160. Haeckel, E., Die Kalkschwämme. Berlin 1872.

161. Derselbe, Natürliche Schöpfungsgeschichte. 7te Aufl.

162. Derselbe, Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII.

162[a]. Derselbe, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Ebenda. Bd. IX p. 402—508.

163. Derselbe, Nachträge zur Gastraeatheorie. Ebenda. Bd. XI p. 55—99.

164. Hensen, V., Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanze der Froschlarve. Virchow's Archiv. Bd. XXXI p. 53.

165. His, W., Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1865.

166. Huxley, Th. H., On the classification of the animal kingdom. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XV p. 52—56. 1875.

167. Derselbe, The anatomy of invertebrated animals. 1877.

Deutsche Ausgabe von Spengel: Grundzüge der Anatomie der Wirbelthiere. 1878.

168. Lankester, E. Ray, On the primitive Cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals and on the origin of vascular and lymph systems. Ann. and Mag. N. Hist. S. 4. Vol. XI p. 321—338. 1873.

169. Derselbe, On the invaginate planula or diploblastic phase of Paludina vivipara. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XV p. 159—166. 1875.

170. Derselbe, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XVII p. 399—454. 1877.

171. Semper, Die Verwandschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus dem zoolog. Institut in Würzburg. 1876.

172. Schwalbe, G., Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. V p. 205—248.

173. Weismann, A., Ueber die zwei Typen contractilen Gewebes und ihre Vertheilung in die grossen Gruppen des Thierreichs, sowie über die histologische Bedeutung ihrer Formelemente. Zeitschr. für rationelle Medicin. III. R. Bd. XV p. 60—103. 1862.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

a Zellen des Mesenchyms.
b Epithelzellen des Enterocoels.
c Coelom. Enterocoel.
c' Abgeschnürter Theil des Enterocoels. Höhle der Urwirbel.
ch Chorda.
d Darm.
df Darmfaserblatt.
e Eierstock.
f Muskelfibrille.
g Ganglion.
gz Ganglienzellen.
h Kalknadeln.
ho Hoden.
i Dotterplättchen.
k Laterale Scheibe am Darm der Tornaria.
l Leber.
ld Dorsales } Mesenterium.
lv Ventrales } Mesenterium.
ls Leibesspalte.
m Muskelfaser.
mc Epitheliale } Muskelfaser.
mm Mesenchymatöse } Muskelfaser.
mt Transversale Muskelfasern.
mk Muskelkern.
n Nerv.
o Mund.
p After.
r Dermale Schicht.
s Muskelseptum. Stützsubstanz.

t Primitivrinne.
u Urmund.
v Blutgefässe.
w Gallerte.
A Amnion.
B Muskelblatt.
D Dotterzellen.
Ek Ektoblast.
En Entoblast.
Enc Chordaentoblast.
K Muskelkästchen.
P Primitivbündel.
Mc Mesoblast.
*Me*¹ Viscerales Blatt des Mesoblasts.
*Me*² Parietales Blatt des Mesoblasts.
N Nervensystem. Nervenrohr.
T Tracheen.

Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch Planaria polychroa. 95 mal vergr.

Fig. 2. Querschnitt aus dem vorderen Drittel des Rumpfes von Protodrilus Leuckartii. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten, Bd. III. Taf. VIII Fig. 17.)

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende des Rumpfsegmentes einer 0,8 Cm langen Sagitta bipunctata. 160 mal vergr.

Fig. 4. Querschnitt durch Chiton marginatus. 40 mal vergr.

Fig. 5. Eine junge Tornaria. (Copie nach Metschnikoff, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XX. Taf. XIII Fig. 2.)

Fig. 6. Larve von Echiurus. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten, Bd. III. Taf. IV Fig. 8.) 150 mal vergr.

Fig. 7. Flächenschnitt durch das Nervensystem von Planaria polychroa. 195 mal vergr.

Fig. 8. Optischer Längsschnitt eines Embryo des 10ten Tages von Malacobdella. (Copie nach Hoffmann, Niederl. Arch. Bd. IV. Taf. II Fig. 33.) 300 mal vergr.

Fig. 9. Blastula von Echinus miliaris. (Copie nach Selenka, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. Taf. V Fig. 4.)

Fig. 10. Gastrula von Echinus miliaris. (Cop. nach Selenka, Ebenda. Taf. V Fig. 9 und 13 combinirt.) 300 mal vergr.

Fig. 11. Larve von Teredo. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten, Bd. III. Taf. II Fig. 21.) 445 mal vergr.

Fig 1.

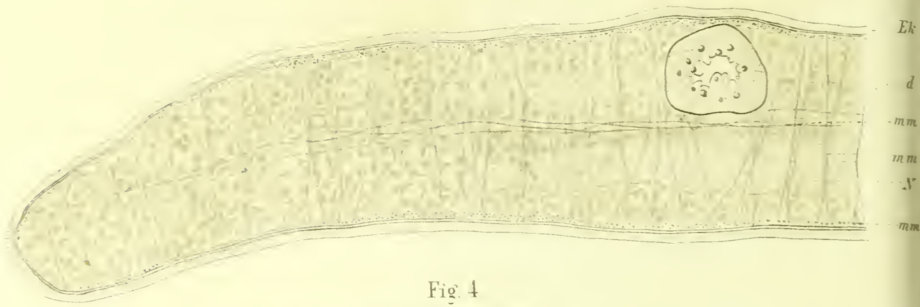


Fig. 4

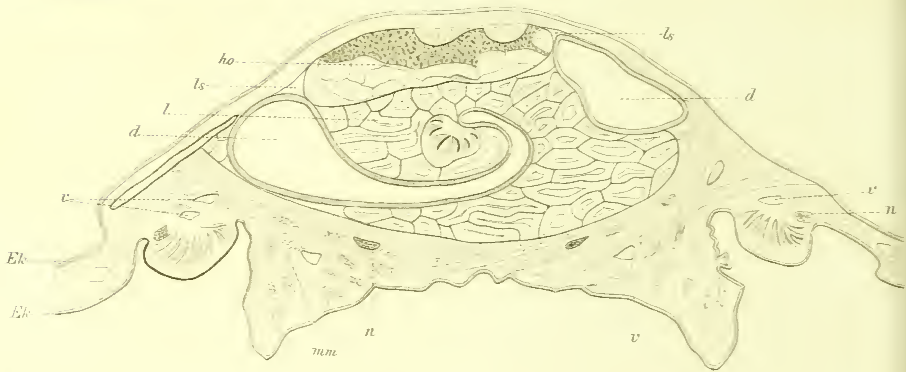


Fig. 7.

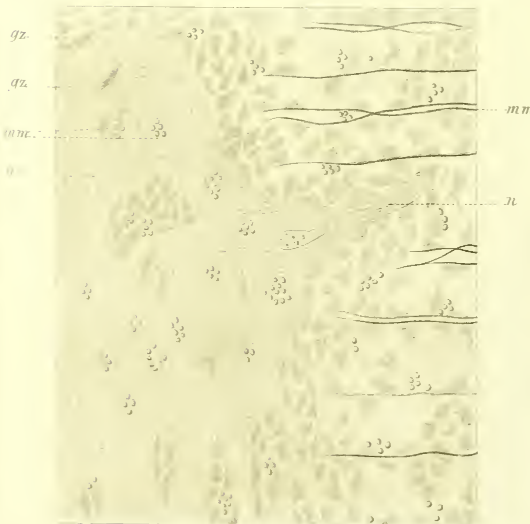
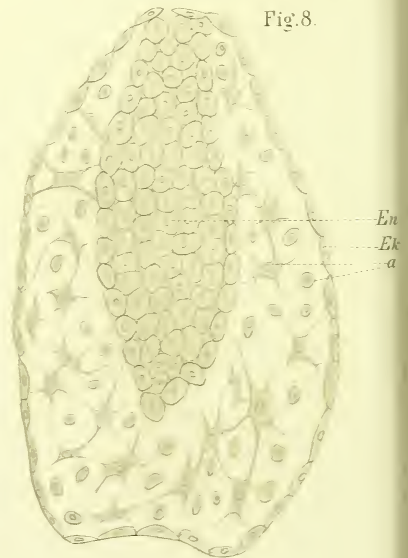


Fig. 8.



Verlag v. Gustav F

Fig. 2.

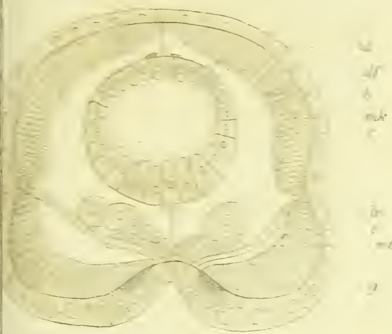


Fig. 3.

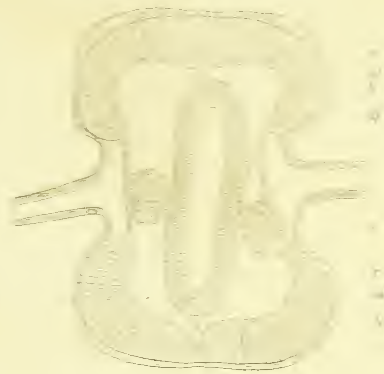


Fig. 5.



Fig. 6.

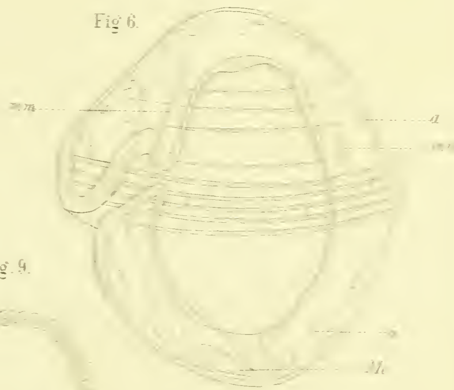


Fig. 9.



Fig. 10.

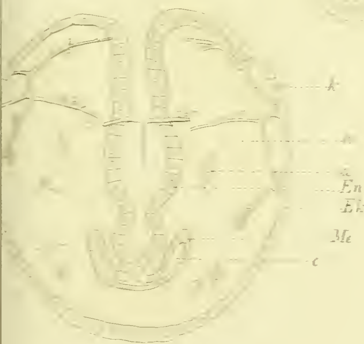
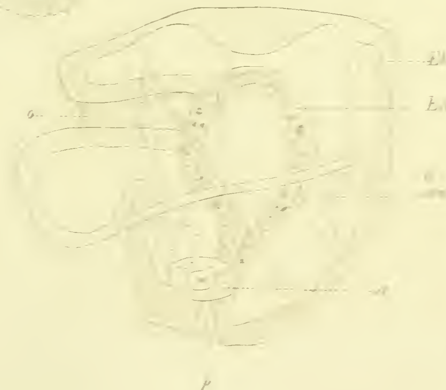


Fig. 11.



Tafel II.

Fig. 1—3. Querschnitte durch den Keimstreif einer Noctua auf dem Gastrulastadium. 470 mal vergr., desgleichen Fig. 4—6.

Fig. 4. Erste Anlage des Darmdrüsenblatts von Zygaena Minos.

Fig. 5. Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt (Zygaena Minos) der rechten und linken Seite sind einander entgegengewachsen, aber noch nicht zur medianen Vereinigung gelangt.

Fig. 6. Sonderung des Mesoblasts in Darmfaser- und Hautfaserblatt, Auflösung der Dotterzellen, von einer Noctua.

Fig. 7. Loxosoma Raja nach O. Schmidt (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XII, Taf. I Fig. 1).

Fig. 8. Schematische Darstellung der Insectengastrula zur Zeit, wo der Urdarm durch zwei seitliche Falten in den bleibenden Darm und die beiden Leibeshöhlensäcke zerlegt wird und der primäre Entoblast sich in den Mesoblast und das Darmdrüsenblatt sondert.

Fig. 9. Frontalschnitt durch einen $2^1/_2$ Tage alten Embryo von Triton taeniatus. Schwach vergr.

Fig. 10. Querschnitt durch einen $2^1/_2$ Tage alten Embryo von Triton taeniatus. Schwach vergr.

Fig. 11. Querschnitt durch einen 3 Tage alten Embryo von Triton taeniatus. Schwach vergr.

Fig. 12. Querschnitt durch einen 4 Tage alten Embryo von Triton taeniatus. Schwach vergr.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Larve von Amphioxus lanceolatus. (Copie nach Kowalevsky, Arch. mikr. Anat. Bd. XIII. Taf. XV Fig. 12.)

Fig. 14. Querschnitt aus dem hintersten Ende einer Polygordiuslarve. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeit. Bd. I. Taf. XXX Fig. 84.)

Fig. 15. Optischer Durchschnitt durch den Embryo eines Brachiopoden. (Copie nach Kowalevsky, Brachiopodenentwicklung. Taf. I Fig. 6.)

Fig. 16. Querschnitt durch den Rumpf eines jungen Polygordius. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten. Bd I. Taf. XXX Fig. 89.)

Fig. 17. Die beiden Mesoblaststreifen am Afterpole einer ungegliederten Larve von Polygordius. (Copie nach Hatschek, ebenda. Taf. XXVIII Fig. 57.) 450 mal vergr.

Fig. 18. Segmentirter Mesoblaststreifen einer Larve von Echiurus. (Copie nach Hatschek, ebenda. Bd. III. Taf. V Fig. 22.) 450 mal vergr.

Fig. 1.

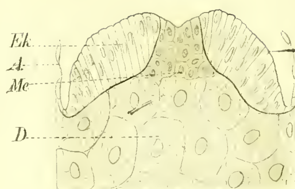


Fig. 2.

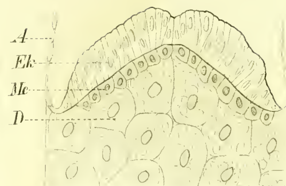


Fig. 3.

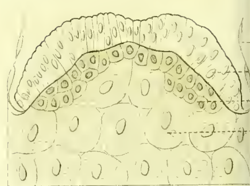


Fig. 4.

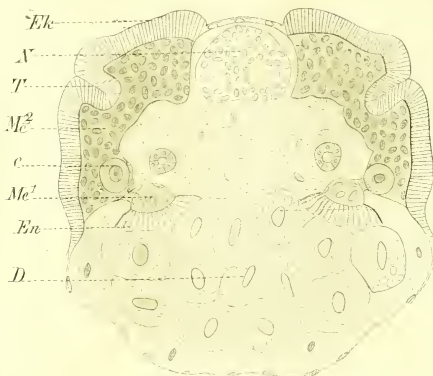


Fig. 5.

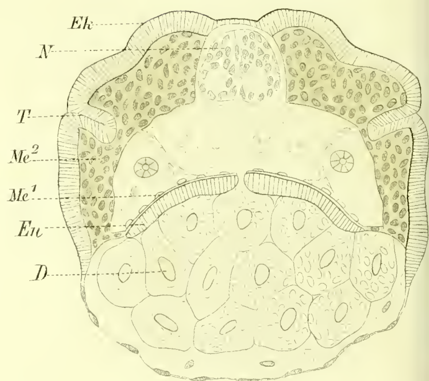


Fig. 6.



Fig. 7.

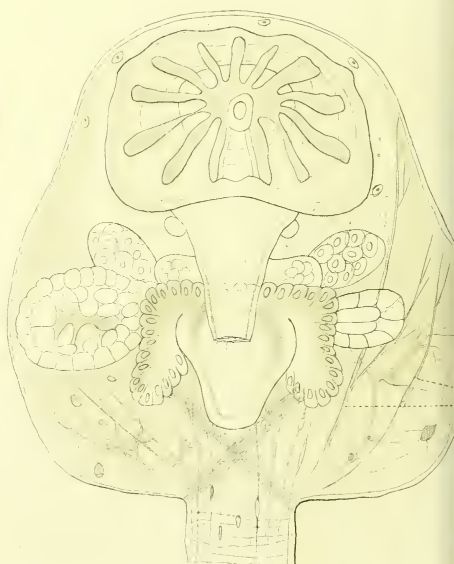
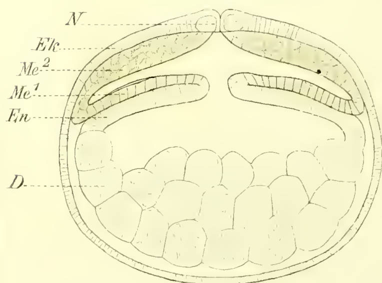


Fig. 8.



Hertwig del.

Verla

Fig. 9.

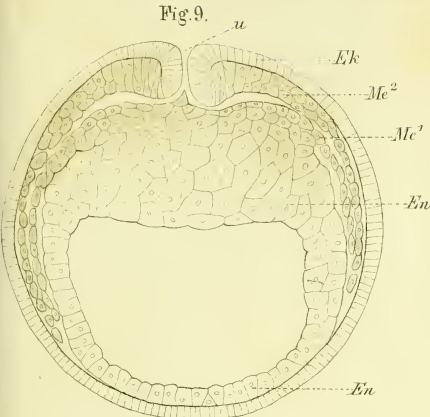


Fig. 10.

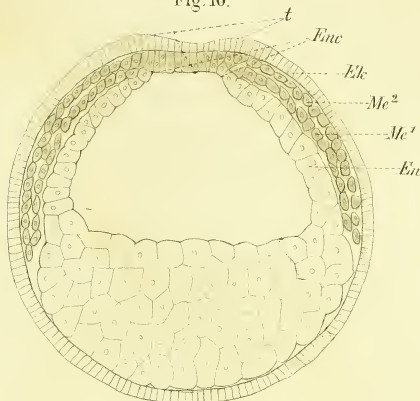


Fig. 11.

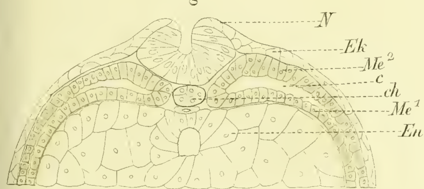


Fig. 12.

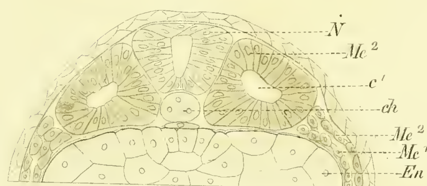


Fig. 13.

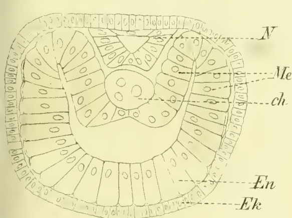


Fig. 14.

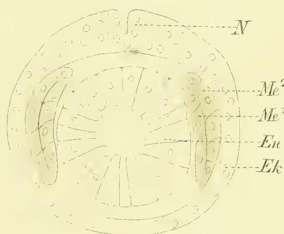


Fig. 15.

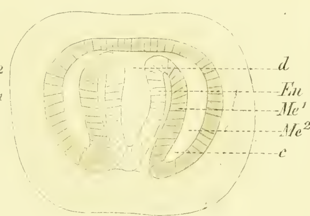


Fig 17.

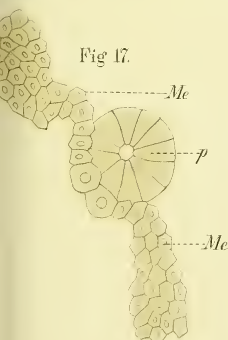


Fig. 16.

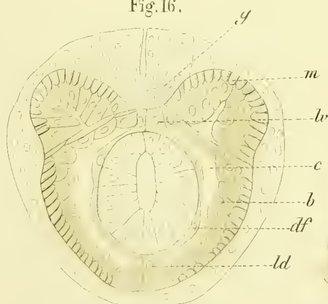
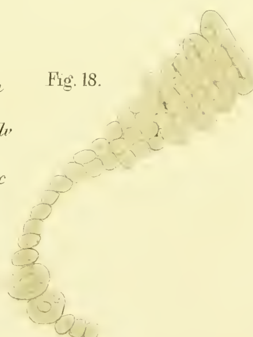


Fig. 18.



Tafel III.

Fig. 1. Querschnitt durch die Muskulatur einer Meckelia. 240 mal vergr.

Fig. 2. Querschnitt durch die Muskulatur eines Nemertes. 240 mal vergr.

Fig. 3. Stück vom Velum einer Larve von Cavolinia tridentata. (Copie nach Fol, Pteropoden. Taf. IV Fig. 48.) 200 mal vergr.

Fig. 4. Ende einer mesenchymatösen Muskelfaser von Beroë ovatus. (R. Hertwig, Ctenophoren. Taf. VI Fig. 14.)

Fig. 5. Querschnitt durch die Muskulatur eines Septums von Sagartia parasitica nahe an seiner Befestigung. (O. u. R. Hertwig, Actinien. Taf. III Fig. 2.)

Fig. 6. Querschnitt durch die Muskulatur der Körperwand von Cerianthus membranaceus. (O. u. R. Hertwig, Actinien. Taf. VIII Fig. 11.)

Fig. 7. Querschnitt durch die Längsmuskulatur des Regenwurms. 500 mal vergr.

Fig. 8. Querschnitt durch die Muskulatur eines Tentakels von Charybdea marsupialis. 500 mal vergr.

Fig. 9. Muskulatur eines Darmdrüsenschlauches von Porcellio scaber. (Copie nach Weber, Arch. mikr. Anat. Bd. XVII. Taf. XXXVI Fig. 1.)

Fig. 10. Querschnitt durch die Muskulatur des Hautmuskelschlauches von Limax. 500 mal vergr.

Fig. 11. Querschnitt durch die Bauchgegend von Pseudalius inflexus. (Copie nach Bütschli, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXIII. Taf. XXII Fig. 10.)

Fig. 12. Querschnitt durch die Längsmuskulatur einer 0,8 Cm. langen Sagitta bipunctata. (O. Hertwig, Chaetognathen. Taf. II Fig. 13.) 500 mal vergr.

Fig. 13. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 6 Wochen alten Larve von Petromyzon Planeri. 500 mal vergr.

Fig. 14. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 9 Tage alten Larve von Petromyzon Planeri. 500 mal vergr.

Fig. 15. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von Triton taeniatus. 500 mal vergr.

Fig. 16. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve von Petromyzon Planeri. 500 mal vergr.

Fig. 17. Mesenchymatöse Muskelfaser einer Teredolarve. (Copie nach Hatschek, Wiener Arbeiten. Bd. III. Taf. II Fig. 24 A.) 445 mal vergr.

Fig. 18. Durch 20 % Salpetersäure isolirte Muskelfaser von einer Ascaride des Aals.

Fig. 19. Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 10 Tage alten Larve von Triton taeniatus. 500 mal vergr.

Fig. 20. Längsschnitt durch ein Muskelsegment einer 5 Tage alten Larve von Triton taeniatus. 500 mal vergr.

Fig. 21. Epithelmuskelzelle einer Actinie.

Druck von Ed. Frommann in Jena.

Fig 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

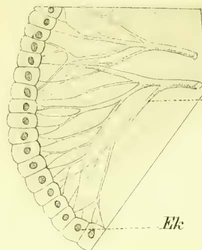


Fig. 4.

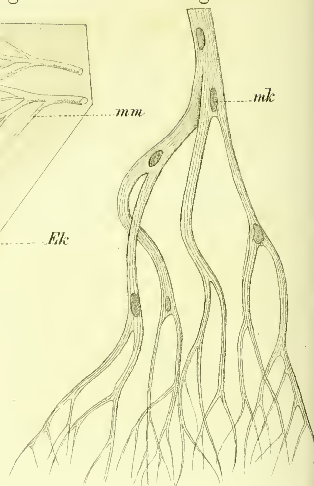


Fig. 9.

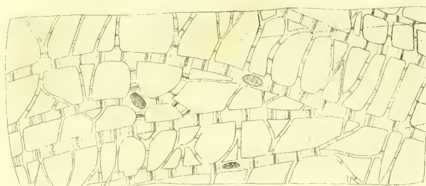


Fig. 10.



Fig. 11.

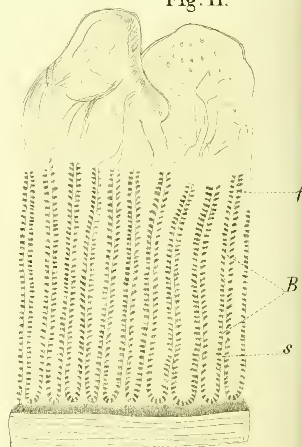


Fig. 17.



Fig. 18.



Hertwig del.

Verlag v. Gust

Fig. 5.



Fig. 6.

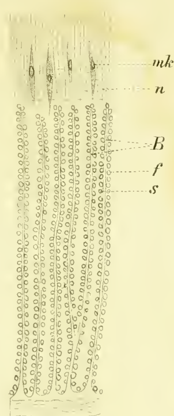


Fig. 7



Fig. 8.

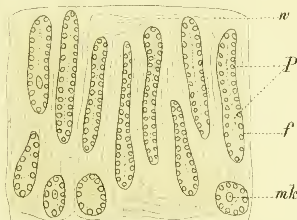


Fig. 12.

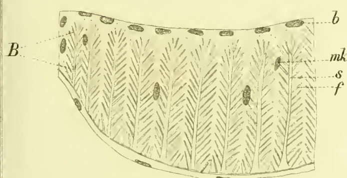


Fig. 13.

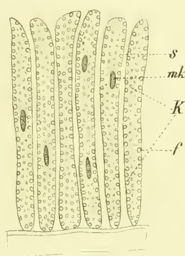


Fig. 14.

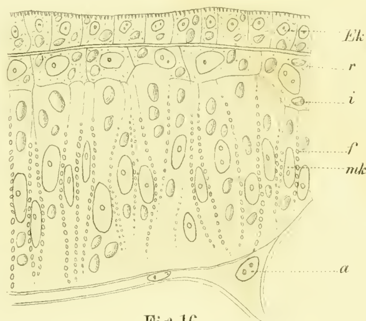


Fig. 15.

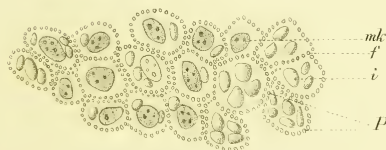


Fig. 16.

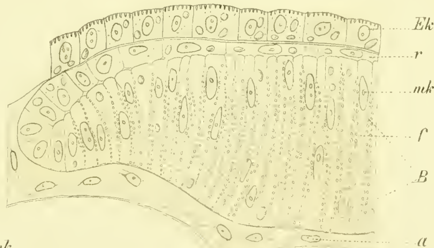


Fig. 21

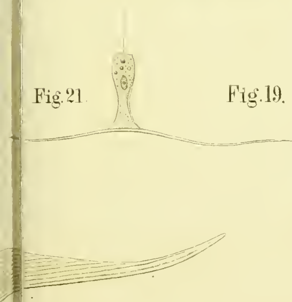


Fig. 19.

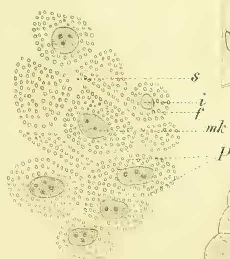
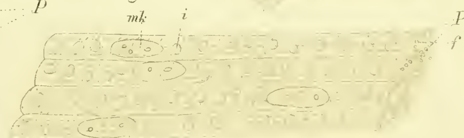


Fig. 20.



er in Jena.

